Die Rassen des westafrikanischen Rotbüffels

Von

Dr. O. Koller

(Mit 7 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 21. November 1935)

Einleitung.

Angeregt durch das Material von westafrikanischen Büffeln, welches in den letzten Jahren in den Besitz des Museums gelangte und mir zur Bestimmung vorlag, will ich darangehen, eine Übersicht über diese interessante Großwildgruppe zu geben, gestützt auf das Material der mir unterstellten Sammlung und der vorhandenen Literatur. Diese letztere muß ich im weitesten Maße heranziehen, da die mir zur Verfügung stehenden Schädel ein nur sehr lückenhaftes Belegmaterial darstellen. Ich tat es aber im Bewußtsein, daß die Literatur ja dazu bestimmt ist, die von einem Autor beschriebene Art wiederzuerkennen, daß daher auch ohne direkten Vergleich mit dem typischen Exemplar auf Grund der Beschreibung allein eine Revision vorgenommen werden kann. Sind die systematischen Unterschiede zu gering, als daß sie mit einer Beschreibung erfaßt werden können, so sind sie meiner Ansicht nach in systematischer Hinsicht überhaupt nicht zu gebrauchen; hat es aber ein Autor unterlassen, eine ausreichende Beschreibung einer von ihm als neu angegebenen Form zu geben, so ist es sein eigenes Verschulden, wenn seine Arbeit nicht jene Berücksichtigung erfährt, welche ihr vielleicht gebühren würde.

I. Material.

Das mir vorliegende afrikanische Büffelmaterial besteht aus 23 Schädeln. Davon 17 Stück (8 masc., 9 fem.) vom westafrikanischen, 6 Stück (4 masc., 2 fem.) vom süd- und ostafrikanischen Büffel. Besonders drei Sammlern habe ich die westafrikanischen Schädel zu verdanken, nämlich den Herren: E. A. Zwilling (5 Schädel aus Kamerun), F. Oldenburg (8 Schädel aus Kamerun und Bornu), A. Weidholz (1 Schädel mit Fell und eine Stirnplatte aus Senegambien).

Die Schädel Oldenburg's, welche aus seinem Nachlaß stammen, wurden vom Erleger leider nicht bezettelt, so daß lediglich die Reiseroute des Forschers sowie der Habitus der Form eine indirekte Fundortsbestimmung gestattet.

Außer dem Material von diesen Fundorten liegt mir noch vor: 1 Schädel aus dem Ituri-Urwald und 2 Schädel aus dem Sudan. Als

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Vertreter der Kaffernbüffelgruppe konnte ich untersuchen: 2 südafrikanische Bullenschädel (Koll. Holub), 2 ostafrikanische (Koll. Sonnenthal), 1 Ugandabüffel (Koll. Oberländer). Der letzte Büffel hatte seinem Erleger das Leben gekostet. Schließlich waren mir noch 2 Kühe aus Südafrika (Koll. Holub) erreichbar.

Bei meinen Untersuchungen versuchte ich die verschiedenen Maße und Verhältniszahlen des Schädels zur Unterscheidung der Rassen heranzuziehen. Leider fast überall ohne Erfolg. Denn wenngleich die absoluten Maße innerhalb des Formenkreises der westafrikanischen Rotbüffel nicht unerheblich schwanken, so lassen sich bei den Verhältnismaßen, welche in erster Linie für systematische Unterscheidungen herangezogen werden können und die ich fast durchwegs auf die Basilarlänge bezog (Indices), größere, verwendbare Unterschiede nicht errechnen. Geringfügige Schwankungen geben uns das Bild der individuellen Variabilität, in der sich alle Rassen ziemlich gleichmäßig bewegen.

Vom westafrikanischen Formenkreis, den ich kurz als Rotbüffel bezeichnen werde und später deutlicher charakterisieren will, hebt sich der süd- und ostafrikanische stärker ab, den ich den des Kaffernbüffels benennen will. Man hat bisher fast immer diese beiden Kreise als eine einzige Art angesehen und gleitende Übergangsrassen zwischen ihnen beiden gesehen, aber jede der beiden Kreise besitzt in der Schädelbildung genügend ausgeprägte Merkmale, um sie nach ihnen als Arten trennen zu können. Die sogenannten Zwischenformen sind entweder Artbastarde, welche immer dort auftreten können, wo zwei sich fruchtbar kreuzende Arten aneinandergrenzen, oder aber es hat eine auf den ersten Blick, bei oberflächlicher Betrachtung ähnliche Entwicklung des Hornes Anlaß zu diesem Trugschluß gegeben. Solche ähnliche Entwicklung in zwei an und für sich schon sehr verwandten Arten ist nichts Verwunderliches, wenn wir beobachten, wie sehr sich die gleiche Form der Gehörne in den verschiedensten Gruppen der Hornträger immer wieder offenbart, wohl infolge einer beschränkten, in der Erbanlage der Gruppe gelegenen Kombinationsmöglichkeit. Überdies sind meiner Ansicht nach die beiden Formenkreise der afrikanischen Büffel auch einen verschiedenen entwicklungsgeschichtlichen Weg gegangen, so daß wir eine derartige artliche Trennung mit Recht in Betracht ziehen dürfen.

Wenn wir die beiden großen Gruppen gegenüberstellen, so ist Folgendes zu sagen: Der Körperbau zeigt bei beiden einen ganz verschiedenen Typus. Der Rotbüffel ist kurz gebaut, mehr graziler und wendiger. Seine Hornbasis ist niemals stark aufgetrieben, sondern flach. Die Haut des Körpers und das Haar sind niemals kohlschwarz, sondern zeigen immer einen bräunlichen Ton. Auch das Kalb ist hellrotbraun, immer heller wie das dunkelbraune des Kaffernbüffels. Sehr schwer zu erfassen sind die osteologischen Schädelmaße, wie ich schon erwähnt habe. Besondere Schwierigkeiten machte es, die gerade so charakteristische Verdickung der Hornbasis, die beim Rotbüffel fehlt, maßtechnisch zu erfassen.

Der Typus, den der Kaffernbüffel darstellt, ist kurz folgendermaßen zu beschreiben: Körper wuchtig und massig, verhältnismäßig langgestreckt, Hornbasis stark aufgetrieben. Körperhaut und Haar kohlschwarz.

Ich konnte schließlich nur drei Verhältnisse finden, welche es ermöglichen, diese beiden verschiedenen Typen auch systematisch unterscheiden zu können. 1. Die Wölbung des Schädeldaches, gemessen entweder Opisthion-Nasion oder Inion-Nasion, mit dem Meßband an der Schädeldecke gemessen. 2. Das Verhältnis der Gesichtshöhe zur Scheitelhöhe im Projektionsmaß, die Gesichtshöhe gemessen vom Hinterrand der Palatina am oralsten Rand der Choanenöffnung. 3. Der Winkel, der eingeschlossen wird von den Occipitalia und Parietalia, gemessen mit seinem Scheitel am Inion.

Die Länge des Schädeldaches beträgt nun bei den Bullen der Rotbüffel um 140% der Basilarlänge (133 bis 148), bei den Kühen schwankt dieses Maß in sehr großem Ausschlag um 130% der Basilarlänge (110 bis 159).

Beim Bullen des Kaffernbüffels beträgt dieses Maß 158% (155 bis 160), bei den Kühen liegt es um 140% (133 bis 146). Wir sehen also, daß sich besonders die Bullen der beiden großen Gruppen nach diesem einen Maß voneinander unterscheiden lassen, daß dies aber bei dem weiblichen Tier bedeutend schwieriger ist infolge des Überkreuzens der Maße. Aber auch hier liegt die Mehrzahl der Fälle, wie die Tabelle zeigt, niedriger bei den Rotbüffeln, und es steigen nur einige wenige bis zu jenen der Kaffernbüffeln an.

Betrachten wir nun das zweite Maß, nämlich das Verhältnis der Gesichtshöhe zur Scheitelhöhe, so kommen wir zu Folgendem: Kaffernbüffelbullen: Gesichtshöhe um 69% der Scheitelhöhe (68 bis 70), Kühe 69% (67 bis 71); Rotbüffelbullen um 77% (72 bis 83); Kühe 80% (76 bis 84). Wir können also, was Flachheit des Kopfes, beziehungsweise starke Ausprägung der Stirnvorsprünge betrifft, die Maße als charakteristisch für Rot- und Kaffernbüffel ansehen, besonders da auch beide Geschlechter trotz der doch verschiedenen Entwicklung des Gehörnes dieses Merkmal klar ausgeprägt zeigen. Ein Prozentsatz von ungefähr 10% ermöglicht uns eine maßtechnische Unterscheidung.

Als dritten wichtigen meßbaren Unterschied möchte ich noch den Winkel anführen, der zwischen der Fläche des Hinterhauptes und den Scheitelbeinen besteht. Dieser beträgt: Kaffernbüffelbullen um 148° (145 bis 150), Kühe ebenfalls um 148° (145 bis 152); Rotbüffelbullen um 133° (127 bis 140), Kühe um 129° (120 bis 138). Diese Unterschiede, welche bei beiden Geschlechtern im gleichen Maß zum Ausdruck kommen, also unabhängig von der stärkeren Hornausbildung beim Bullen bleiben, kommen dadurch zustande, daß das Scheitelbein bei dem Kaffernbüffel viel steiler nach abwärts verläuft wie bei der Rotbüffelgruppe. Infolge des Auftretens dieses Merkmales in beiden Geschlechtern können wir den aus ihnen sich

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ergebenden Unterschied von 15° für eine systematische Unterscheidung verwenden.

Die Schädeldiagnosen, welche sich aus den vorigen Beschreibungen ergeben, würden folgendermaßen lauten:

Kaffernbüffel: Schädeldach stark gewölbt, um 158% der Basilarlänge messend, bei den Kühen um 140% schwankend; die Fläche des Hinterhauptes und die Parietalia schließen einen Winkel von ungefähr 148° ein. Dadurch ergibt sich bei der Betrachtung des Schädels von oben, daß die Parietalia in sehr starker Verkürzung erscheinen oder sogar die hinterste Schädelbegrenzung darstellen. Die Stirnbeine tragen bei beiden Geschlechtern starke Höcker, welche beim Männchen die Grundlage für die charakteristischen Auftreibungen der Hornbasis darstellen, während beim Weibchen die Hornscheiden niemals die Basis der Knochenzapfen erreichen. Weiters ist die Gesichtshöhe im Verhältnis zur Scheitelhöhe gering und beträgt nur 69% von ihr, durch welches Verhältnis eine starke Knickung des Stirnprofils ausgedrückt wird. Sonst wäre als Artmerkmal noch festzustellen: Der langgestreckte wuchtige Körper, die kurzbehaarten Ohrränder und die schwarze Behaarung, die weite Auslage der Hörner, deren Mittelstück nach abwärts gesenkt ist und deren Spitzen wieder nach oben gedreht sind. Die Verbreitung der Art reicht über Süd- und Ostafrika bis nach Uganda im Norden.

Rotbüffel: Schädeldach wenig gewölbt, ziemlich flach, seine Länge um 140% der Basilarlänge bei den Bullen, um 130% bei den Kühen. Hinterhaupt und Scheitelknochen schließen einen Winkel von ungefähr 130° ein bei beiden Geschlechtern. Dadurch zeigt sich bei Betrachtung des Schädels von oben die Scheitelregion in ihrer vollsten Ausdehnung fast ganz unverkürzt. Die Stirnbeine tragen keine Auftreibungen an der Hornbasis, weder im männlichen noch im weiblichen Geschlecht. Die Stirnprofillinie verläuft fast ungeknickt, da die Gesichtshöhe ungefähr 80% der Scheitelhöhe bei beiden Geschlechtern beträgt. Sonst wäre noch zu erwähnen: Kürzerer, grazilerer Körper, mitunter nur kleinwüchsige Formen bildend, langbefranste Ohren und rot- bis schokoladebraun gefärbtes Haarkleid. Die Hornform ist sehr variabel, vom kurzen aufgerichteten bis zum weitausgelegten und herabhängenden Horn. Hornbasis immer flach. Die Verbreitung der Art schließt das Urwaldgebiet Zentralafrikas in sich ein, von wo nach Westen, Norden und Nordosten verschiedene Formen ausstrahlen. Einige Formen treten auch am Rande des Urwaldgebietes in die ostafrikanische Steppe ein und dürften dort mit den Kaffernbüffeln Bastarde bilden.

Die Auffassung, daß es sich hier in Afrika um zwei getrennte Büffelarten handelt, ist schon eine ältere; sie wurde aber später durch die Meinung verdrängt, daß es sich um eine einheitliche Gruppe handelt, welche zwei extreme Formen erreicht, die durch gleitende Übergänge miteinander verbunden sind. Als bedingend für den Gang der Entwicklung, für diese Aufspaltung, die sich besonders in der Entwicklung der verschiedenen Hornformen äußert, wurden die ver-

schiedenen Umweltverhältnisse angesehen, in denen die einzelnen Gruppen leben. Eine Verbindung zwischen diesen beiden systematischen Auffassungen suchte Christy[1] zu erreichen, dessen Arbeit ich später genauer besprechen will. Ich selbst kam zu der Ansicht, daß sowohl die osteologischen Merkmale als auch die Stammesgeschichte der Büffel die Annahme zweier aus verschiedenen Wurzeln hervorgegangenen Arten des afrikanischen Büffels am wahrscheinlichsten macht, deren Weiterentwicklung aber keineswegs durch verschiedene Milieufaktoren in direkter Weise herbeigeführt wurde, sondern die durch Isolationsfaktoren in einzelne Typenzentren zerlegt werden.

Die Rassen des Rotbüffels [Bos (Bubalus) nanus Bodd.].

Unter dem mir vorliegenden Material gehören acht Bullenschädel in die Rotbüffelgruppe. Sie vertreten folgende Rassen: *B. nanus nanus, B. nanus thyerrie, B. nanus planiceros* und *B. nanus aequinoctialis.* Durch einen Kuhschädel ist dann noch die Rasse *B. n. brachyceros* vertreten.

Um die einzelnen Rassen einwandfrei unterscheiden zu können, versuchte ich zuerst die Schädelmaße in einem Schlüssel zu verwenden, da sie am ehesten meßbar und genau festzustellen sind. Ich führte die verschiedensten Kombinationen und Bezugsmöglichkeiten durch, mußte aber schließlich einsehen, daß sich die Unterschiede bei allen Rassen innerhalb der individuellen Variabilität der Art bewegen, also nicht die Unterscheidung der Rassen gestatten. Aus den folgenden Maßtabellen ist dies leicht zu entnehmen, in denen ich die verschiedensten Schädelmaße in absolutem und in Indexwert zusammengestellt habe.

Für eine Rasseneinteilung bleibt uns daher nur mehr die Stellung und die Form der männlichen Gehörne übrig, da auch die Färbung, mit Ausnahme extremer Fälle, sehr variabel erscheint. In ein und derselben Herde werden von den Jägern und Forschern die verschiedensten Farbtöne von rot bis schwarzbraun beobachtet. Die Hornformen erlauben es tatsächlich, einzelne Typen festzustellen, welche in einzelnen Gegenden für die dort lebenden Rotbüffel charakteristisch sind, so daß also dadurch das Kriterium der Rasse gegeben ist. Denn als Rasse können wir nur jene systematische Einheit ansehen, welche in einem Gebiet die einzige Vertreterin der Art ist; anderseits und gerade deshalb muß sie dort, wo sie an benachbarte Rassen stößt, also an den Randgebieten, Übergänge zu den benachbarten Rassen zeigen, infolge der dort vorhandenen Kreuzungsmöglichkeit. Je beweglicher eine Tierform sein wird, desto breiter wird begreiflicherweise der Raum werden, in dem solche Kreuzungen auftreten. Das Vorhandensein eines geographischen Hindernisses kann selbstverständlich solche Rassenkreuzungszonen

[1] Proc. Zool. Soc. London, 1929, *4* und *5*, p. 445.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

unmöglich machen. Die Rassenbastarde stellen nun scheinbar Übergänge zwischen den beiden Nachbarrassen dar, indem sie die beiderseitigen Merkmale in einem Individuum zeigen können. Oft sind ja leider die ursprünglichen Verbreitungsbilder der Arten mit ihren Rassen verwischt oder durch ungenügende Isolation noch nicht genügend ausgeprägt, so daß wir nur mit Hilfe der Paläontologie und der Paläogeographie die Aufspaltung der Arten und Gattungen verstehen können.

1. **Bos (Bubalus) nanus nanus** Bodd. (Kongobüffel).

3 männliche und 3 weibliche Schädel von den Nedjubergen, Kamerun, Koll. Zwilling; Kuhschädel aus dem Ituri-Urwald, Koll. Grauer.

Die Hornform wäre bei den mir vorliegenden Bullenschädeln folgendermaßen zu beschreiben: Die flache verbreiterte Hornbasis

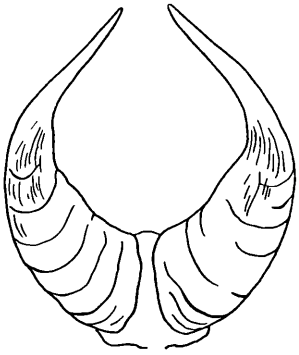

Fig. 1.

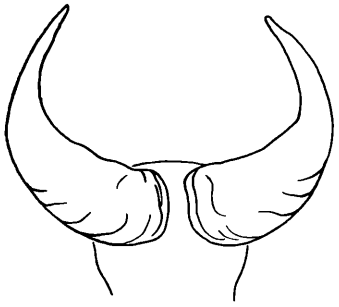

Fig. 2.

ist kurz, bei jüngeren Bullen nur ein Drittel der Hornlänge, bei älteren fast die Hälfte davon ausmachend. Das Horn senkt sich aus der Stirnebene nur wenig nach abwärts[1] und rückwärts und verläuft mit der langen und schlanken Spitze ungefähr in der Stirnebene. Die mir vorliegenden Hörner zeigen in der Stellung einen primitiven Charakter, indem die Enden nicht wie bei den meisten Rotbüffeln gekrümmt sind, sondern fast parallel zueinander gerade und spießartig verlaufen. Ja, das eine davon besitzt sogar etwas nach außen gedrehte Hornspitzen. Die der übrigen stehen leicht nach innen. Die Farbe der Büffel ist nach Angabe ihres Erlegers Zwilling im allgemeinen rot, doch kommen auch dunkle Stücke in den Herden vor. Diese Büffelform, welche nach Angabe Christy's in die Variationsbreite von *B. nanus nanus* fällt, wurde von Matschie für das Gebiet des Nunflusses (Sanagasystem) beschrieben.

---

[1] Die Ausdrücke: abwärts, aufwärts, vorne und hinten verwende ich zur Bezeichnung der Hornstellung in dem Sinne, daß ich dabei den Schädel mit der Zahnleiste und den Cond. Occipitalis auf einer horizontalen Ebene aufliegend denke.

Auf demselben Gebiet hat Schwarz eine Büffelform, *B. c. hylaeus*, beschrieben, welche nach den von ihm gegebenen Abbildungen in Horn und Schädelmerkmalen mit der von Matschie beschriebenen Form *B. n. nuni* übereinstimmt.

Christy gibt nun als Variabilität der *nanus*-Rasse des geschlossenen Urwaldes eine Formenverschiedenheit an, welche folgende bisher als getrennt angesehene Rassen umfaßt: *B. nanus simpsoni* und *B. n. nuni*. Durch die Feststellung dieser beiden Extremvarianten ist die Variationsbreite des Hornes genügend fixiert: Von bogigen, enggestellten, kaum ausliegenden Hörnern, die an der Spitze einander stark genähert sind *(B. nanus nanus)*, Fig. 1, über kreisförmig verlaufende, stärker ausgelegten Hornformen, deren Spitzen weit auseinanderstehen *(B. n. simpsoni)*, Fig. 2, bis zu winkelig gebogenen Hörnern, deren Enden parallel miteinander verlaufen *(B. n. nuni)*, Fig. 3. Ob nun die bis zu einem gewissen Grad isolierten Büffelbestände des Sanagaflußsystems, welche Matschie als eine eigene Rasse beschrieben

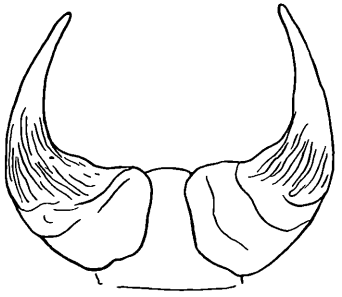

Fig. 3.

hat, tatsächlich noch die ursprüngliche, vollkommene Variationsbreite der *nanus*-Form aufweist oder nicht doch vielleicht vorwiegend das gewinkelte Horn als rassenhaftes Merkmal fixiert hat, könnte nur durch Untersuchungen an Ort und Stelle festgestellt werden. Es wäre der Umstand, daß auch in der ursprünglichen Variationsbreite der Art in ihrem unzerteilten Bestand dasselbe Merkmal bei dem einen oder anderen Individuum auftritt, kein Hindernis für seine Betrachtung als konstantes Rassenmerkmal an anderer Stelle.

Die Angabe, daß in den Beständen der Sanagabüffel auch dunkle Individuen vorkommen, kann auf ihren Wert für die Systematik dieser Büffel so lange nicht geprüft werden, als nicht die Variationsbreite der Büffel des geschlossenen Urwaldgebietes bezüglich ihrer Färbung genauer untersucht ist.

B. nanus nanus wäre also folgendermaßen zu charakterisieren: Eine kleinere, höchstens mittelgroße Rasse, rot (vielleicht bis schwarzbraun) gefärbt; Hornbasis flach, kurz, ein Drittel bis zu einer Hälfte der Hornlänge messend; Enden lang, schlank und spitz; Hörner in ihrem Verlauf entweder bogig engstehend, die Spitzen stark genähert, oder weiter ausgelegt, die Spitzen voneinander entfernt; oder aber

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die Enden gerade, parallel zueinander, in einem rechten Winkel zur kurzen Basis verlaufend; das Horn liegt ungefähr in der Stirnebene. Vorkommen: Zentralafrikanischer Urwald, vielleicht die im Westen anschließenden Teile des Savannenwaldes.

2. **Bos (Bubalus) nanus thyerrie** Matschie (Nigerbüffel), Fig. 4.

4 männliche und 2 weibliche Schädel, vermutlich aus Südbornu, Koll. Oldenburg.

Lydekker beschrieb diese Rasse aus dem Togoland als etwas kleiner als *B. planiceros,* also etwa in der Größe der vorher beschriebenen typischen Rasse. Die Färbung entspricht wohl der der Rotbüffelformen überhaupt. Die Hornform wird angegeben als gewinkelt, die Spitzen als auffallend kurz und parallel zum freien Hornbasisrand. Lydekker bezeichnet seinen *B. hunti,* der identisch mit

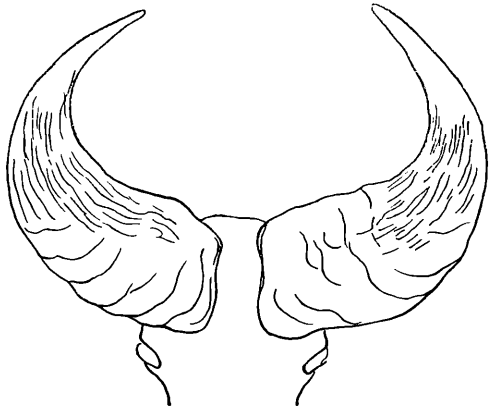

Fig. 4.

B. thyerrie zu sein scheint, als ähnlich dem *B. planiceros.* Ob die hier beschriebene Form tatsächlich zu der *nanus*-Rasse im Anschluß an die *nuni*-Form gehört, was Christy annimmt, oder ob sie bereits als selbständige Rasse betrachtet werden muß, ist gegenwärtig schwer zu entscheiden. Ich neige eher dazu, infolge der geographischen Verhältnisse des Gebietes, sie doch als eine von der ursprünglichen *nanus*-Rasse mehr oder weniger isolierte Population aufzufassen, in der allmählich ein eigener Typus zum Durchbruch kommt. Eine Ähnlichkeit mit *B. planiceros* ist wohl nur teilweise vorhanden, indem der Basisteil des Hornes bei *B. thyerrie* nicht so stark quergerunzelt ist wie bei jener Form, vielmehr im Aussehen dem *B. nuni* entspricht. Weiters ist bei *B. thyerrie* das Hornende im Verhältnis zur Basis als kurz zu bezeichnen, während *B. planiceros* und *B. nanus* lange, schlanke Hornspitzen besitzen. Die Stellung der beiden Hornspitzen zueinander ist im allgemeinen die von *B. planiceros,* und die Spitzen stehen näher beieinander als die von *B. nuni.* Die Schädelmerkmale sind die der westafrikanischen Büffel.

Es wurden einige Büffelrassen beschrieben, welche ich infolge ihrer zu geringfügigen Abweichung als in die Variationsbreite von *B. n. thyerrie* fallend ansehen möchte und die ebenfalls aus dem Flußgebiete des Niger beschrieben worden sind:

a) Bos caffer diehli Schwarz. Die Rasse stützt sich nur auf einen Schädel aus dem Gebiete des Croßflusses in Westkamerun. Sie zeichnet sich vor *B. n. thyerrie,* dessen Hornstellung und Längenverhältnisse von Hornbasis zur Spitze sie besitzt, durch eine übermäßig verbreiterte Hornbasis aus, welche einen absolut abnormen Eindruck erweckt. Entweder handelt es sich, meiner Meinung nach, tatsächlich um eine Abnormität oder aber um einen Bastard zwischen *B. nuni* und *thyerrie,* an deren Verbreitungsgrenze der Typus gefunden wurde. Bei Bastardierungen können solche unharmonische Gehörne und Merkmalneukombinationen zustande kommen, wie uns verschiedene Ziegen- und Rinderbastarde demonstrieren.

b) Bos caffer Adametzi Matschie. Die kurze Beschreibung, welche Matschie gibt, bezieht sich auf einen Büffel aus dem Dongatal (Nebenfluß des Benue in Kamerun). Sie läßt ebensowenig wie die Abbildung des Typus einen nennenswerten Unterschied zu *B. thyerrie* erkennen. Es ist auch nicht anzunehmen, daß die Rasse des Nigertales nicht in das des Benue eintreten sollte.

c) Bos caffer adamauae Schwarz. Diese Form wurde aus einer Landschaft Mittelkameruns beschrieben (Adamaua), in welche das Benuetal hereinreicht. Die Abbildungen und Beschreibungen der typischen Exemplare, wie sie Schwarz gibt, erlauben keineswegs eine verläßliche Unterscheidung gegenüber *B. n. thyerrie,* weshalb ich sie zu dieser Rasse zähle.

d) Bos caffer hunti Lydekker. Die Form wurde von dem Autor aus Südnigerien beschrieben, also aus einem dem Togoland benachbartem Gebiet. Die Beschreibungen lassen keinen nennenswerten Unterschied gegenüber von *B. thyerrie* erkennen, so daß ich infolge beider Umstände (angrenzendes Verbreitungsgebiet und Formenähnlichkeit) beide Formen als eine einzige ansprechen möchte. Immerhin wäre infolge der etwas weiteren Auslage der Hornbasis und der schlankeren Spitzen die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß es sich um Kreuzungen zwischen *B. thyerrie* und *B. planiceros* handelt, welch letztere Form im Norden angrenzt.

3. **Bos (Bubalus) nanus planiceros** Blyth (Senegalbüffel), Fig. 5.

1 männliches Gehörn, 1 weiblicher Schädel aus Senegambien, Koll. Weidholz.

Die Rasse wurde aus Senegambien beschrieben und ist bisher nur aus diesen nordwestlichen Teilen Afrikas bekannt. Der Schädel der Kuh besitzt die geringste Wölbung des Schädeldaches von allen mir vorliegenden Vertretern der Rotbüffel, auch ist die Gesichtshöhe 80% der Scheitelhöhe. Die Hörner besitzen lange Basalteile, welche

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bei beiden Geschlechtern stark quergerunzelt sind, beim Weibchen aber weiter ausgelegt wie beim Männchen. Die Enden sind ungefähr so lang wie die Basalteile, und der Winkel der beiden Hornteile zueinander ist ein ähnlicher wie bei *B. thyerrie*, so daß sich auch hier die Spitzen stark nähern, beim Männchen stärker wie beim Weibchen. Die Knickung im Verlauf des Gehörnes ist aber nicht so auffallend wie bei den vorherigen Rassen, sondern wird durch eine etwas gebrochene Rundung dargestellt, besonders bei dem weitausgelegten Gehörn der Kuh.

Man zählt *B. planiceros* zu den größten Rotbüffelrassen, und sie ist kurz folgendermaßen zu charakterisieren: Großwüchsig, rot bis dunkelbraun gefärbt, Schädelform des Rotbüffels im weitesten Sinne, aber sehr flach im Profil; Horn lang, quergerunzelte Basis, beim Bullen weniger ausgelegt wie bei der Kuh; lange schlanke Enden, gleichlang der Basis; Hornverlauf weniger gewinkelt wie bei den vorherigen Rassen, mehr abgerundet; Spitzen, besonders beim

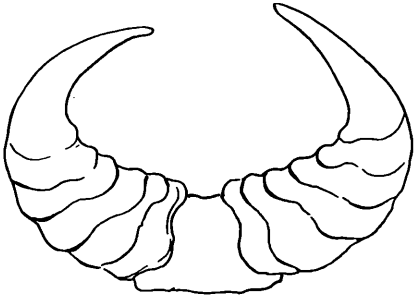

Fig. 5.

Männchen, stark einander genähert. Verbreitung: Senegambien, nach Süden und Norden ausstrahlend.

4. **Bos (Bubalus) nanus aequinoctialis** Blyth (Sudanbüffel), Fig. 6.

2 Schädel, 1 männlicher, 1 weiblicher aus dem Sudan.

Die sudanesische Büffelform besitzt im Nordosten Afrikas eine weite Verbreitung, welche noch gewachsen ist, seitdem man den *B. azrakensis* zu ihm zählt. Man beurteilte den *B. aequinoctialis* verschieden und neigte dazu, ihn dem Kaffernbüffel, infolge der Form seines Gehörns und der dunklen Körperfarbe, zuzuzählen. Dies aber zu Unrecht.

Nach dem ganzen Schädelbau, der Flachheit des Schädels (Gesichtshöhe 79% der Scheitelhöhe), der geringen Steilheit des Hinterhauptes (Männchen 130°, Weibchen 133°), der extremen Flachheit der Hornbasis und schließlich nach dem vollständigen Fehlen der für die Kaffernbüffel charakteristischen Stirnhöcker ist er zweifellos als Rotbüffel anzusprechen. Seine Färbung ist allerdings schwarz-

braun, dunkler wie alle anderen Rotbüffel. Auch seine Hornform ähnelt dem Kaffernbüffel im hohen Maß, und wie bei diesem stehen die Basalteile stark nach abwärts und lassen das Horn hängend erscheinen, die Spitzen sind nicht so stark nach hinten gedreht wie bei allen übrigen Rotbüffeln, sondern eher nach aufwärts gestellt. Auffallend sind auch die breiten, fast plump wirkenden ersten zwei Horndrittel, an denen eine kurze Hornspitze sitzt. Das Horn verjüngt sich zu dieser hin sehr plötzlich.

Das Gehörn der Kuh zeigt eine ähnliche Stellung und ebenso plumpe Verhältnisse. Auf den fast gleich stark verlaufenden ersten zwei Drittel sitzt eine kurze Spitze, die sich nach oben dreht.

Die Rasse wäre kurz zu charakterisieren: Eine große Rotbüffelform von dunkler, fast schwarzer Fellfärbung, Schädel mit dem Merkmal der Art; Hörner mit flacher Basis, die Stellung und Form gleich jener der südafrikanischen Kaffernbüffel, die Enden aufgerichtet. Verbreitung: die Gebiete nordöstlich des zentralafrikanischen Urwaldes.

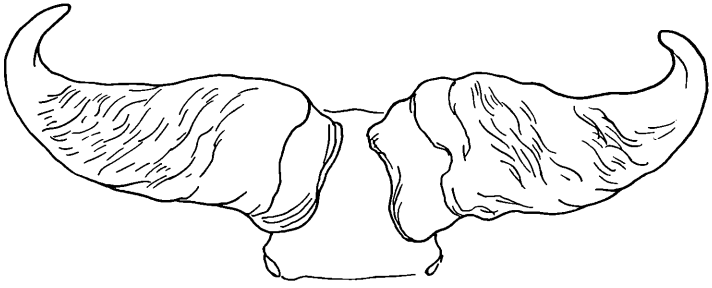

Fig. 6.

Gerade der Sudanbüffel ist ein Prüfstein für die Richtigkeit der Ansicht, daß der afrikanische Büffel in zwei Arten zu trennen ist. Denn wenn wir in einer Gruppe mit bestimmten osteologischen Schädelmerkmalen, wie es die Rotbüffelgruppe ist, eine Rasse feststellen können, welche die charakteristische Hornform der zweiten Gruppe mit anderen Schädelmerkmalen besitzt, so wird uns dadurch der Unterschied im Wesen der beiden Arten klar. Trotz der osteologischen Unterschiede tragen die beiden Arten Entwicklungsmöglichkeiten des Hornes in sich, welche gegebenenfalls zu ähnlichen Hornbildungen führen und uns umweltbedingte Konvergenzen vortäuschen. Gewiß ist für diese gemeinsame Neigung, z. B. hängende Hörner zu bilden, eine, wenn auch nur entfernte Verwandtschaft verantwortlich, aber die anderen Unterschiede führten doch bereits zu einer Trennung der Tiergruppe in zwei Formenkreise. Die hier besprochene Hornform, welche in der Rotbüffelgruppe nur bei einer einzigen Rasse vertreten erscheint, wurde bei den Kaffernbüffeln zu der einzig vorhandenen, wohl infolge der allen Organismen innewohnenden Neigung, einen Entwicklungsweg zum Komplizierteren einzuschlagen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Es wäre noch zu erwägen, ob die Rasse nicht als Kreuzung zwischen Rot- und Kaffernbüffel anzusehen ist. Es liegen aber diesbezüglich keine exakten Versuche vor, so daß ich diese Frage nicht zu lösen vermag.

5. **Bos (Bubalus) nanus brachyceros** Gray (Tschadseebüffel), Fig. 7.

Eine Kuh (Koll. Oldenburg) ohne Fundort. Es ist denkbar, daß Oldenburg, der wohl hauptsächlich in Bornu und Kamerun reiste, auch im nördlichen Kamerun auf einen Tschadseebüffel gestoßen ist. Der eine Schädel zeigt dieselbe Hornbildung wie sie Schwarz in seiner Arbeit[1] über die west- und zentralafrikanischen Säugetiere auf Taf. 46, Fig. 3 und 4, abgebildet hat. Ich stelle daher den einen Schädel zu dieser Rasse.

Die von Schwarz beschriebene Form *B. c. houy* dürfte ebenfalls zu dieser Rasse zu zählen sein oder auch eine Kreuzung zwischen ihr und dem *B. n. aequinoctialis* darstellen.

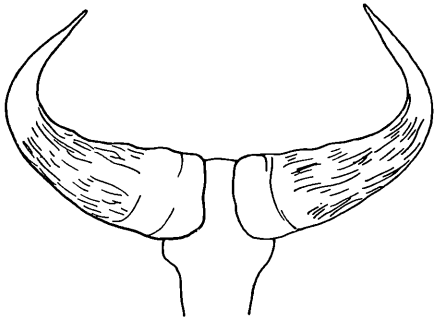

Fig. 7.

Christy zieht den *B. nanus brachyceros* mit dem *aequinoctialis* zusammen. Es erscheint mir aber, als ob wir die beiden Rassen getrennt belassen müssen. Denn nicht nur die Farbe ist bei beiden verschieden (bei ersterer rot bis braun, bei letzterer schwarz), sondern auch die Hornspitzen stehen bei *brachyceros* fast vollkommen nach hinten, während sie bei *aequinoctialis* nach oben gedreht sind.

Damit schließe ich die Beschreibung des mir zur Verfügung stehenden Materials, aber die weiteren Schlußfolgerungen, welche ich ziehen will, erfordern noch eine kritische Aufzählung der anderen, in meiner Sammlung nicht vertretenen Rotbüffelrassen. Bei ihrer Beurteilung lasse ich mich von jenen Erfahrungen leiten, welche ich bei den Serien der vorbeschriebenen Formen gemacht habe.

6. **Bos (Bubalus) nanus beddingtoni** Lyd. (Liberiabüffel).

Ein kleiner Büffel, etwas größer als die typische Rasse, aber sonst von gleicher Farbe und geringen Zeichnungsunterschieden.

[1] E. Schwarz, Huftiere aus West- und Zentralafrika. Ergebnisse der zweiten deutschen Zentralafrikaexpedition 1910/11.

Auch das Gehörn ist ganz ähnlich, nur nähern sich seine Spitzen nicht so stark wie bei der vorigen. *B. n. beddingtoni* lebt in den isolierten Urwaldgebieten von Liberia und der Goldküste. Unsere Kenntnisse über ihn sind gering, doch steht er dem *nanus*-Büffel sehr nahe. Eigentlich unterscheidet ihn nur das Fehlen eines dunklen Aalstriches von diesem.

7. und 8. **Bos (Bubalus) nanus mathewsi** Lyd. (Kiwubüffel) und **B. n. cottoni** Lyd. (Semlikibüffel).

Die erste Rasse ist sehr ähnlich dem Semlikibüffel *(B. cottoni),* aber im allgemeinen dunkler gefärbt, mit schwarzer Mähne und weißer Schwanzspitze. Das Gehörn beider Formen zeigt nach den Beschreibungen eine Ähnlichkeit mit dem Sudanbüffel *(B. aequinoctialis),* aber auch eine gewisse mit dem des Kaffernbüffels. Das Vorkommen liegt in den an den Kongowald angrenzenden Gebieten zwischen dem Kiwu-, Tanganjika- und Albertsee, also dort, wo die Verbreitungsgebiete der Rot- und Kaffernbüffel sich berühren.

Diese acht Rassen des Rotbüffels dürften meiner Ansicht nach unseren bisherigen Kenntnissen von dieser Tiergruppe entsprechen und auch durch die Erwägung ihrer biologischen Eigenheiten, der geographischen und paläogeographischen Verhältnisse ihres Wohnraumes und schließlich noch durch die tiergeographische Verbreitung der Rassen verständlich gemacht werden.

In den vorstehenden Ausführungen teilte ich die Büffel nach Merkmalen des Schädels wohl in zwei große Gruppen ein, denen ich Artrang zubilligte. Die Rotbüffel aber, mit denen ich mich ja in erster Linie beschäftigte, unterteilte ich in verschiedene Rassen, je nach der Ausbildung ihres Gehörnes, nahm überdies fallweise noch ihre Farbe zu Hilfe. Dadurch entstand auf den ersten Blick ein etwas verwirrtes Bild einer rassenhaften Aufsplitterung, welche vielleicht von manchem als unberechtigt angesehen werden könnte, der von der Voraussetzung ausgeht, daß die Umgebung, in der das Tier lebt, ausschlaggebend ist für die Gestaltung, besonders so äußerlicher Merkmale, wie es Horn und Farbe sind. Wenn wir das Horn in seiner Form betrachten, so ist es bezüglich Länge, Stärke und Stellung bei den einzelnen Rassen und Arten erheblich verschieden. Es gibt kleine, aufrechtstehende Hörner, deren Basalteil kurz und deren Spitzenteil lang und schlank ist. Daneben auch ihnen sehr ähnliche, deren Spitzenteil plump und derb erscheint. Weiters treffen wir längere bogig gekrümmte Hörner mit größerer oder geringerer Bogenauslage, im Basalteil mehr oder weniger gerunzelt, die Hornspitzen nach hinten gerichtet wie bei den vorigen. Ferner treffen wir weitausgelegte Hörner, mit winkelig abgebogenen Enden, welche ebenfalls nach hinten gerichtet sind, und deren Basalteile sich nach abwärts senken. Schließlich gibt es weitausgelegte, kaffernbüffelähnliche Hörner, deren Basisteil nach abwärts hängt, deren Spitzen aber nach aufwärts gebogen sind. Alle diese

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Büffel schwanken in ihrer Färbung sehr stark, und wir können in derselben Herde rote, aber auch fast schwarze Stücke antreffen. Jede dieser Formen erscheint nicht ganz konstant, doch finden wir für jede davon ein Verbreitungszentrum.

Ich will nun darangehen, einen Schlüssel der Büffelrassen zu konstruieren, indem ich Hornform und Hornstellung als rassenkonstant und vererbbar ansehe. Farbe und Zeichnung werde ich nur in bestimmten Fällen heranziehen, dort, wo sie als charakteristisch und konstant bekanntgeworden sind.

Schlüssel der afrikanischen Arten der Gattung Bubalus.

I. Großwüchsige Rinder, von plumpem, langgestrecktem Körperbau, schwarzer Farbe; die Hornbasis ist aufgetrieben, die Hörner selbst nach abwärts hängend. Das Hinterhaupt fällt steil ab, in einem Winkel von ungefähr 148° *Bos (Bubalus) caffer* Spar.

II. Mittelgroße bis kleinwüchsige Rinder von kürzerem, grazilerem Körperbau, rot bis braunschwarz gefärbt, Hornbasis flach, Hörner steil nach hinten in der Stirnfläche verlaufend oder aber auch nach abwärts hängend wie bei den Kaffernbüffeln. Das Hinterhaupt fällt flacher ab, ungefähr in einem Winkel von 130° .
Bos (Bubalus) nanus Bodd.

Schlüssel der Rotbüffelrassen Bos (Bubalus) nanus Bodd.

I. Hörner steil nach aufwärts und hinten in die Stirnebene gelegt; sie sind kurz und wenig ausgelegt.

1. Durchwegs rotgefärbte, kleine Formen:
   a) mit dunklem Aalstrich, Spitzen der kleinen, verkümmert erscheinenden Hörner stark genähert .
   1. *B. nanus nanus* Bodd.;
   b) ohne dunklen Aalstrich, Hornspitzen weiter auseinanderstehend 2. *B. nanus beddingtoni* Lyd.
2. Rötlich bis dunkelbraun gefärbte mittelgroße Formen:
   a) Hörner gewinkelt, Basis und Enden stehen ungefähr in einem rechten Winkel zueinander: Basisteile der Hörner lang, ihre Enden kurz, an den Spitzen stark genähert
   3. *B. nanus thyerrie* Matsch.;
   b) Hörner in einem halbkreisförmigen Bogen verlaufend, an den Spitzen stark genähert, Basis stark quergerunzelt
   4. *B. nanus planiceros* Blyth.

II. Hörner weit ausgelegt und stark gewinkelt, ihre Basisteile hängen aus der Stirnebene nach hinten und abwärts:

1. Spitzen aufrechtstehend wie bei den Kaffernbüffeln, Farbe der Decke tiefbraunschwarz 5. *B. nanus aequinoctialis* Blyth.
2. Spitzen der Hörner nach hinten gerichtet, Farbe der Decke rotbraun bis dunkelbraun 6. *B. nanus brachyceros* Gray.

In diesem meinem Schlüssel nicht enthalten sind zwei Formen: nämlich *Bubalus cottoni* Lyd. und *B. mathewsi* Lyd. Dies hat seinen Grund in dem Umstande, daß wir über diese Büffel sehr wenig wissen, daß wir daher ihre Stellung in einem Schlüssel vorläufig noch nicht fixieren können. Ich glaube aber, daß wir diese zwei Formen, welche den Ostrand des zentralafrikanischen Urwaldes bewohnen, in die Gruppe II einreihen dürfen, also zu jenen Rotbüffeln zählen können, welche stark nach abwärts gerichtete Basisteile der Hörner besitzen. Sie sind auch ziemlich großwüchsig und unterscheiden sich voneinander durch einige kleinere Unterschiede in der Stellung der Hörner sowie durch die Farbe der Schwanzspitze. Diese ist bei *B. mathewsi* weiß, bei der anderen Form schwarz. Zweifellos gehören aber diese beiden Büffel zu der Gruppe der Rotbüffel und stehen in dieser der *aequinoctialis*-Form sehr nahe. Die Merkmale des Schädels und die Beschaffenheit der Hornbasis berechtigen zu diesem Schluß, soweit ich dies an Abbildungen überprüfen konnte. Selbst in der Hand habe ich kein Stück dieser Form gehabt.

Es besteht noch die Möglichkeit, daß diese beiden Formen als durch Bastardierung des Rot- und Kaffernbüffels entstanden gedacht werden können, worüber aber keine weiteren Beobachtungen vorliegen.

II. Die fossilen Vorfahren und ihr Lebensraum.

Wenn wir zu einem größeren Verständnis dieser vorstehenden systematischen Einteilung kommen und zu gleicher Zeit ihren tatsächlichen Wert überprüfen wollen, müssen wir feststellen, wie weit wir sie mit den Tatsachen in Übereinstimmung bringen können, die uns die Paläontologie und die Paläogeographie liefern. Wir müssen uns vor Augen halten, daß die Ursachen der gegenwärtigen Zersplitterung von Arten in Rassen in der Vergangenheit liegen, daß wir daher die vergangenen Verhältnisse rekonstruieren müssen, um eben diese Ursachen halbwegs vorstellbar zu machen. Wenn der Gang der Entwicklung, wie wir ihn rekonstruieren können, zu einem ähnlichen Bild führt, wie ihn die rezente Systematik zeigt, so können wir annehmen, daß sowohl eben diese Systematik als auch der von uns dargestellte Gang der Entwicklung den Tatsachen entspricht. Betrachten wir daher zuerst das uns bekannte fossile Material der Vorfahren unserer Afrikabüffeln, damit wir die Veränderungen feststellen können, welchen sie seit dem Pliozän unterworfen waren.

Aus den Steppen Nordafrikas (Pleistozän) wurde ein fossiler Büffel bekannt (*Bubalus antiquus* Duvern.), dessen Hörner etwas abgeflacht waren. Diese Form zeigt diesbezüglich also ein Merkmal, welches auch den rezenten Rotbüffelrassen und den indischen Büffeln zukommt. Sie war wohl größer im Gehörn als irgendeine der heute lebenden Rotbüffelrassen und besaß gewisse primitive Skelettmerkmale, die sie zwischen Kaffernbüffel und *B. palaeoindicus* stellt. Sie ist aber eine extrem entwickelte Form gewesen und vertrat, wie

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

man annimmt, die primitiven Büffel Asiens in Nordafrika als ein isolierter Vertreter. Über fossile Rotbüffel sowie über ihre Verbreitung in den übrigen Teilen Mittel- und Westafrikas wissen wir nichts, infolge Fehlens des fossilen Materials. Wir können aber aus dem einen Büffelfund den Schluß ziehen, daß Nordafrika auch in seinen westlichen Teilen, die heute wüstenhaft sind, von einem flachhörnigen Büffel bewohnt war, der wahrscheinlich die Steppen nördlich des großen zentralafrikanischen Urwaldes bevölkerte. Dieser selbst wird von Waldbüffeln, gerade so wie heute, bewohnt gewesen sein, wenn wir in Betracht ziehen, daß wir ja überhaupt die Büffel von Urwaldrindern herzuleiten pflegen, als deren primitivsten Nachkommen wir den auf Celebes lebenden Gemsbüffel anzusehen gewohnt sind.

Zur selben Zeit lebte in Südafrika ein großhörniger Büffel, dessen Hörner drehrund waren und so wie die des heutigen Kaffernbüffels an beiden Seiten des Kopfes herabhingen. Das Horn sowie das Skelett zeigen deutlich Merkmale des Kaffernbüffels, obwohl die Differenzierung in manchen Punkten noch nicht so weit vorgeschritten war, sondern auch noch die primitiveren Merkmale des *Bubalus palaeondicus*, respektive Arnibüffels ersichtlich sind. Auf jeden Fall sehen wir, daß sich hier in Süd- und Ostafrika eine Büffelform befunden hat, welche von der des nordafrikanischen Gebietes besonders durch die Ausbildung des Hornes verschieden war.

Durch das gleichzeitige Auftreten dieser drei nachgewiesenen verschiedenen Büffeläste in einer schon so frühen Zeit findet meine Annahme Stützung, daß die Rot- und Kaffernbüffel keineswegs als eine einzige Art aufzufassen sind, trotz gewisser oberflächlicher Ähnlichkeiten, welche beiden Gruppen eigentümlich sind. Ich bin der Ansicht, daß die Kaffernbüffelgruppe auf eine Primitivform des *B. baini* zurückgeht, mit dem sie wohl das Verbreitungsgebiet als auch viele Merkmale gemeinsam hat, während die Rotbüffel sich von einer Ausgangsform herleiten, von welcher uns keine fossilen Reste erhalten sind, da ihr Skelett, wie es bei den meisten Urwaldbewohnern der Fall ist, durch die Humussäure des Bodens zerstört wurde. Auch sie mußten damals schon die Urwälder bewohnt haben. Nachkommen der *antiquus*-Form fehlen heute.

Die damaligen, geographischen Verhältnisse, soweit wir sie uns vorstellen können, gaben die Möglichkeit zu einer weitgehenden Isolierung der ersten und zweiten Gruppe voneinander. Da dadurch der unbegrenzte Blutaustausch unmöglich wurde, war die Möglichkeit zu einer getrennten Entwicklung jeder dieser beiden Gruppen gegeben. Die Niederschlagsmenge war damals in Afrika bedeutend größer wie heute. Der zentralafrikanische Urwald besaß eine weit größere Ausdehnung, wie heutigentags, und nahm ein Gebiet ein, das jetzt nur mehr von den Gras- und Baumsavannen gehalten werden kann. Das Gebiet der nordafrikanischen Wüsten wurde von Grasland eingenommen. Es boten also damals auch die heutigen wüstenhaften Gebiete, die wir in Nord- und Südafrika vorfinden, einer Huftierfauna günstige Lebensmöglichkeiten. Eine Ausnahme machten nur einzelne

Teile im Nordosten Afrikas, wo das Auftreten eines Wüstengürtels im Gebiete des heutigen Abessinien, Somaliland und Uganda jenen Isolationsfaktor zwischen den beiden Büffelarten bildete, der die Möglichkeit zur Aufspaltung einer ursprünglich einheitlich erscheinenden Tierform gab. Der Wasserreichtum Zentral- und Westafrikas war andererseits damals viel größer als heute. Im Gebiete des Tschadsees, des Niger und Senegal befand sich ein einziges großes Seengebiet, welches eben das Vordringen des Urwaldes so weit nach Norden ermöglichte. Auch die übrigen heutigen Flußgebiete von West- und Zentralafrika wurden damals noch durch große Binnenseen dargestellt, die erst später zum Abfließen gebracht wurden. Das Verbreitungsgebiet der zweiten, waldgebundenen Büffelgruppe war dadurch groß und geschlossen.

Wenn wir nun die Isolationsmöglichkeiten untersuchen wollen, die in diesen Veränderungen klimatischer und erdgeschichtlicher Natur im Laufe und nach der Eiszeit gelegen sind, müssen wir auch die Lebensgewohnheiten des Rot- und Kaffernbüffels als sichtbare Äußerungen seiner Anlage zur Kenntnis nehmen und berücksichtigen. Als trennend wirkende Umweltfaktoren dürfen wir hier in erster Linie solche betrachten, welche eine Tierart oder Tiergruppe in einem Punkt ihrer biologischen Forderung an die Umwelt trifft, die lebenswichtig ist. Besonders weil in Afrika die rein geographische Isolation eine weit geringere Rolle spielt als die biologische.

III. Lebensgewohnheiten der Büffel.

Die Büffel, ob Rot- oder Kaffernbüffel, sind ihrer grundsätzlichen Veranlagung nach Sumpf- und Waldtiere. Sie suchen besonders tagsüber das Wasser, lieben Sümpfe und Moräste und meiden die grelle Sonnenbestrahlung. Daher ziehen sie sich während der heißen Tageszeit in den Schatten der Wälder oder des Sumpfdickichtes zurück. Alle Jäger, welche auf dieses Wild gejagt haben, berichten übereinstimmend über diese Gewohnheit des Wildes, die wir sowohl bei den kleinhörnigen, als auch bei den großhörnigen Formen antreffen. Ein Steppentier in dem Sinne, wie es einzelne Antilopen und Wildpferde sind, ist keine einzige Büffelrasse geworden. Tagsüber unsichtbar, tritt der Büffel nur des Nachts in die Steppe aus, natürlich auch nur dort, wo er nicht ein Bewohner des geschlossenen Urwaldes geblieben ist. Hier, außerhalb des geschlossenen Waldes, bieten ihm die verschiedenen Gräser eine bessere Äsung als dessen pflanzenarmer Boden. Eine solche Lebensweise ist dem Büffel am meisten zuträglich, sie bietet ihm die besten Entwicklungsmöglichkeiten. Er ist aber auch, wie einzelne Rassen zeigen, befähigt, im geschlossenen Urwald zu leben, wird dort aber immer, wie fast alle urwaldbewohnenden Huftiere, die offenen Stellen und Flußbetten mindestens des Nachts aufsuchen.

Durch diese Gebundenheit des Büffels an das Wasser, an Sumpf und Schatten ist natürlich die Wahrscheinlichkeit gegeben, daß er

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

sich dort, wo diese Bedingungen fehlen, nicht halten kann. Tritt irgendwo eine Trockenzone auf, so wird der Büffel aus ihr verschwinden. Sie muß allerdings in den Tropen eine entsprechende Größe besitzen, denn in der alljährlichen Regenzeit werden die ansonsten trockenen Steppenteile weithin überschwemmt, und diese Wassermassen ermöglichen es den Büffeln Strecken zu überqueren, die zwischen einzelnen Flußläufen liegen und die in der Trockenzeit bereits unüberwindliche Hindernisse darstellen. Oft und oft berichten die Reisenden aus Afrika, daß sie im harten Boden der Steppe während der Trockenzeit die Fährten und Schalenabdrücke von Büffeln gesehen hätten, ohne daß sich dieses Wild in einem näheren Umkreis befunden habe. Werden aber die zwischen den Flüssen liegenden deckungslosen Steppengebiete zu weit, so daß sie ein Büffel in einer Nacht nicht überqueren und so tagsüber keinen Unterstand wird finden können, so wird er auch in der Regenzeit nicht mehr über diese offenen Flächen hinwegkommen können. Denn dieses scheue Wild wird unweigerlich eine Gegend meiden, welche ihm tagsüber nicht so viel Deckung bietet, als ihm zur Verbergung seines Körpers notwendig ist. Es besitzt eine eindeutige Abneigung dagegen, während des Tageslichtes ein weithin sichtbarer Punkt zu sein. So dürfte der nordostafrikanische Wüstengürtel die beiden Formen *B. baini* und *antiquus* voneinander getrennt haben.

Durch eine Austrocknung des ursprünglich einheitlichen Verbreitungsgebietes kann dasselbe schließlich in einzelne Inseln zerfallen, zwischen denen es dann keinen nennenswerten Blutaustausch bezüglich der sie bewohnenden Büffelbestände zu geben braucht. Es kann natürlich auch die Auffaltung hoher Gebirgsketten ein unübersteigbares Hindernis werden; dieses letztere kommt aber in Afrika weniger in Frage.

In Afrika begann postglazial der Urwald infolge einer fortschreitenden Austrocknung einzuschrumpfen. Er wich im Norden und Süden besonders zurück, infolge des allmählichen Abfließens der großen zentral- und westafrikanischen Seen. Kongo, Niger und Senegal entleerten die bisher vorhanden gewesenen Wasserbecken und leiteten den Austrocknungsprozeß ein, der auch heutigentags noch nicht zum Stillstand gekommen ist. Die Gebiete, welche der Regenwald verlassen mußte, wurden von der Baum- und Grassteppe eingenommen, während große Teile der bisherigen Steppe zur trockenen Wüste wurden.

Dieser Austrocknungsprozeß veränderte das ursprüngliche Verbreitungsbild der Büffel in grundlegender Weise. Das Gebiet der nordafrikanischen Wüste wurde für den *B. antiquus* überhaupt unbewohnbar, und er verschwand auch daraus. Eine Zeitlang werden sich vielleicht noch einzelne Bestände in den Wäldern und Steppen der nordafrikanischen Gebirge gehalten haben. Aber sie verschwanden, ebenso wie das aussterbende Wildschwein *(Sus scrofa barbarus)* dort mehr und mehr verschwindet. Dies dürfte das Ende der ältesten Form des Büffels in Afrika gewesen sein. Sein einziger bis auf heute

verbliebener Nachkomme könnte nach Antonius *Bubalus nanus planiceros* sein, doch kann ich diese Auffassung nicht teilen. Ich werde später noch darauf zurückkommen.

Wir wollen nun die Verbreitung der rezenten Rotbüffelrassen betrachten und untersuchen, ob wir sie in einen Zusammenhang zu den soeben geschilderten hydrographischen Verhältnissen bringen können.

IV. Verbreitung der heutigen Rassen.

Im Gebiete des Senegal und in den südwärts anschließenden Baumsavannen, Steppen und Galeriewäldern lebt die Büffelform *Bubalus nanus planiceros* mit flachen, an der Basis quergerunzelten Hörnern von kreisförmigem Verlauf. Im Urwaldgebiet von Liberia finden wir einen roten kleinwüchsigen Büffel, *B. beddingtoni.* Im Osten schließt an *B. n. planiceros* ein Büffel des Nigertals an, *B. n. thyerrie.* Die Verbreitung dieser etwas fragwürdigen Rasse dürfte auch den Benue umfassen und in das Tal des Sanaga übergreifen. Er dürfte daher ostwärts bis an die Westufer des Tschadsees gelangen. Das Gebiet des Sanagaflusses und die angrenzenden Ausläufer des Urwaldes werden teilweise von ihm oder vom westlichen Vertreter der typischen *B. nanus*-Rasse bewohnt *(B. n. nuni).* Östlich vom Tschadsee und im Gebiete des Schariflusses erstreckt sich das Verbreitungsgebiet des *B. n. brachyceros,* eines größeren Rotbüffels mit weitausgelegten Hörnern. Seine Verbreitung nach Osten zu ist nicht einwandfrei festgestellt, doch dürfte sie mindestens bis zu dem großen Sumpfgebiet von Dar-Runga reichen. Nach Süden zu scheint sie sich bis an die Grenze des geschlossenen Urwaldes zu erstrecken. Im Osten schließt dann die Rasse *B. n. aequinoctialis* an, welche durch die kaffernbüffelähnliche Hornform und die dunkle Farbe auffallend ist. Ob *B. n. brachyceros* und *B. n. aequinoctialis* tatsächlich identisch sind, wage ich nicht zu entscheiden. Diese letztere bewohnt das Gebiet des Weißen Nil und die trockenen Ländereien östlich davon. Südwärts trifft sie an der Grenze von Uganda auf den ostafrikanischen Kaffernbüffel. Der Kongourwald selbst beherbergt den kleinwüchsigen *B. n. nanus* im Westen und im Zentrum, im Osten an der Grenze gegen die Parklandschaften Ostafrikas zu die beiden wenig bekannten Formen *B. n. cottoni* und *mathewsi.* Südlich des Urwaldgebietes in Angola ist ein Büffel bekanntgeworden, *B. mayi,* über den man aber nach dem Stand der bisherigen Kenntnisse nichts Genaueres sagen kann, der aber der *nanus*-Rasse zugezählt werden dürfte.

In dieser Weise sind also heute die Rotbüffel in und um das zentralafrikanische Urwaldgebiet verbreitet. Diese Verbreitung wäre uns ziemlich unverständlich, wenn uns nicht die nach der Eiszeit in diesen Teilen Afrikas stattgefundenen klimatischen Veränderungen einigen Aufschluß geben würden. Die äußersten nördlichen und südlichen Formen markieren uns nämlich in groben Umrissen jene Linie, von der wir nach unserem heutigen Wissen annehmen, daß sie im Pleistozän die Begrenzung des damaligen geschlossenen Regenwaldes

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

war. Durch die stattgehabte Austrocknung zerfiel das ursprünglich geschlossene Siedlungsgebiet in verschiedene Teile, die uns heute noch als Urwaldinseln bekannt sind. So finden wir ein solches kleines Waldgebiet im Bereiche des Senegal, ein anderes südlich der Nigerquellen in Liberia, ein ebensolches im Nigergebiet selbst. Das Sumpfgebiet des Tschadsees und die Galerienwälder des Schari stellen einen mehr und mehr verschwindenden Rest dar, ebenso wie die Urwaldzunge, welche an der Küste Kameruns nach Westen reicht und bis in das Nigertal hinaus vorstößt, aber mehr und mehr durch die im Gebiete des Sanaga vordringende Steppe eingeengt und abgeschnürt zu werden scheint. Nach Süden zu schiebt der Urwald im Gebiet des Kongo und im Hinterland von Angola lange Waldzungen und auch ein geschlosseneres Gebiet vor.

Bringen wir nun die Verbreitung der heutigen Büffelrassen mit dieser Aufspaltung des Waldgebietes in Zusammenhang, so sehen wir Folgendes: Das Gebiet Senegambiens wird von *B. n. planiceros* bewohnt. Das Nigertal mit seinen Wäldern von *B. n. thyerrie.* Der Wald von Liberia von *B. n. beddingtoni.* Das isolierte Flußgebiet des Sanaga und die angrenzenden Urwaldgebiete des Kongo von *B. n. nanus.* Das Tschadseebecken beherbergt *B. n. brachyceros;* der Sudan, das obere Niltal und die daran anschließenden Bergländer *B. n. aequinoctialis.* Im Osten, am Rande des zentralen Urwaldes, sind dann schließlich noch zwei wenig bekannte Rotbüffelformen, *B. n. cottoni* und *mathewsi.*

Wir können also feststellen: In dem gleichen Maße, wie der zentralafrikanische Urwald infolge Austrocknung des Kontinentes in mehrere isolierte Waldgebiete zerfällt, zerfällt auch der ursprünglich einheitliche in und um diesen Wald lebende Bestand an Rotbüffeln in gleichviele Teile. Diese isolierten Büffelbestände veränderten allmählich ihre körperlichen Merkmale in verschiedener Weise und entfernten sich immer mehr von der ursprünglichen primitiven Ausgangsform auch dort, wo sich die Lebensbedingungen des abgesprengten Gebietes kaum veränderten. Die Ausgangsform selbst, oder vielmehr ihre direkten Nachkommen, wird man noch heute in den geschlossenen Urwaldgebieten finden können.

Wir wollen nun auch noch untersuchen, ob es eine Möglichkeit gibt, sich die Entstehung der verschiedenen Rassen auf dem Wege der Isolation verständlich zu machen und ob auch diesbezüglich meine systematische Einteilung den allgemeinen Entwicklungsgesetzen entspricht.

V Abstammung, Entwicklung und Systematik.

Es besteht bereits eine systematische Einteilung der Rassen des Rotbüffels, und zwar von Christy, der eine Auffassung vertritt, der sich Antonius nicht angeschlossen hat. Jener Autor betrachtet wohl Rot- und Kaffernbüffel als artlich getrennt, geht jedoch davon aus, daß das von den Rotbüffeln bewohnte Gebiet in zwei bis drei

Untergebiete zerfalle, von denen jedes durch bestimmte klimatische und ökologische Verhältnisse charakterisiert wäre. Diese Untergebiete wären: Geschlossener feuchter Urwald, offene Baumsavanne und schließlich das Grasland (Steppe). Die Rassen, welche wir in jedem dieser Milieus finden, seien angepaßt an diese Umgebung und besäßen, je nach ihr, verschiedene und entsprechende Merkmale. Daher könne es nur drei Rassen geben, von denen jede einer jeweiligen Umgebung entspräche. Eine solche Annahme klingt auf den ersten Blick sehr plausibel und einleuchtend, hat aber den einen Fehler, daß sie den Tatsachen nicht ganz entspricht, und zwar aus drei Gründen. Erstens trägt diese systematische Einteilung dem Umstande nicht Rechnung, daß in den von Christy angenommenen gleichen Milieus verschiedene Büffelrassen leben. Nehmen wir zum Beispiel den nördlichen Rand des geschlossenen Urwaldgebietes her, so finden wir von Osten nach Westen dort: *B. n. aequinoctialis, B. n. brachyceros, B. n. nanus* und schließlich *B. n. thyerrie.* Und man kann nicht sagen, daß die klimatischen Unterschiede dortselbst derartige wären, daß dadurch einerseits die verschiedene Färbung, anderseits die äußerst verschiedene Hornentwicklung erklärt werden könne. Auch zeigt zum Beispiel das Gebiet des Senegal unbedingt große Ähnlichkeit und klimatische Übereinstimmung mit dem des benachbarten Niger; aber trotzdem finden wir hier zwei gründlich verschiedene Büffelformen. Zweitens gibt Christy selbst in seiner Arbeit an, wie variabel die *nanus*-Rasse im Kongourwald, also in einem recht einheitlichen Milieu, wäre. Er übersieht, daß dieser Umstand allein, die Variabilität am gleichen Standort, die überall beobachtet werden kann, der Annahme einer direkten Bewirkung der Erbanlage durch die Außenwelt entgegensteht, da ja sonst ein gleicher Umweltreiz nur gleiche Formen hervorbringen dürfte.

Drittens übersieht Christy folgendes: Daß nämlich die Büffel derartige zersplitterte Äste bildeten und noch immer bilden, weil sie das allen Tieren eigentümliche Bestreben haben, in dem ihrer Konstitution entsprechenden Milieu zu verbleiben, daß es daher gar keine Steppen- oder Parklandbüffel im eigentlichen Sinne gibt. Die Büffel benötigen tagsüber Schatten und Wasser und können nur dort verbleiben, wo sie beides finden. Dies kann einmal im geschlossenen Urwald sein, einmal im Galeriewald der Steppe, aber auch in dem mit Sümpfen durchsetzten Parkland mit entsprechendem Baumwuchs. Aber innerhalb dieser großen Unterabteilung, wie sie Christy macht, werden sie immer wieder nur vorkommen, wo ihre ursprünglichen Lebenserfordernisse befriedigt werden können.

Die systematische Einteilung der Rotbüffel, welche Christy vorschlägt, ist auf der Annahme aufgebaut, daß die jeweiligen Außenfaktoren in direkter Weise die Hornform bedingen, mit welcher Annahme er nicht allein steht. Daß dem nicht so sein kann und daß nicht einmal Selektion zur Erklärung dieser Waffen der Hornträger herangezogen werden kann, soll im Folgenden kurz erörtert werden. Die Vorstellung der Entstehung verschiedener Horntypen kann uns

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

selbstverständlich für eine systematische Einteilung von großem Werte sein, doch müssen wir uns dabei die verschiedensten Möglichkeiten vor Augen halten.

Die Entstehung der Hörner können wir uns als Vorgang kaum vorstellen, wenngleich hiefür eine allgemein gebräuchliche Theorie besteht. Sie nimmt an, daß durch das Zusammenprallen der Stirnen bei den Kämpfen der Männchen um den Besitz der Weibchen dort Verletzungen der Beinhaut stattgehabt hätten. Daraus erfolgende Knochenwucherungen unregelmäßiger Art wären dann die ersten Stufen der Horn- und Geweihbildung gewesen. Durch die sexuelle Zuchtwahl kann man sich dann die Ausbildung dieses Organes verstärkt denken, indem die besser bewehrten Männchen stärker zur Fortpflanzung gekommen wären.

Dieser Erklärung möchte ich nicht beitreten, da sie vielen Tatsachen nicht Rechnung trägt. So ist vor allem nicht zu erklären, weshalb Weibchen zahlreicher Huftierarten ebensolche Hörner tragen wie die Männchen, obwohl sie doch niemals Sexualkämpfe austragen. Man suchte nachzuweisen, daß die primär vom Männchen erworbenen Eigenschaften sekundär auf das weibliche Geschlecht vererbt wurden. Dagegen zeigt aber das Fehlen von Hörnern und Geweihen bei zahlreichen Cavicorniern und Cervidenformen, daß Geweih und Horn auch geschlechtgebunden vererbt wird. Gelegentliche Kämpfe der weiblichen Tiere mit kleineren Raubtieren, hauptsächlich zur Verteidigung der Jungen durchgeführt, können kaum hier als ein starker Reiz aufgefaßt werden, da ja auch dieselben Kämpfe die geweih- und gehörnlosen Weibchen auszufechten haben, ohne daß bei ihnen eine Waffenbildung erfolgte.

Diese Erklärungsweise versagt auch bei den Stirnzapfen der Giraffen, da deren Männchen niemals Kämpfe mit den Stirnen ausführen. Man wollte diese Zapfen durch das gelegentliche Anstreifen der Köpfe an den Ästen der Baumkronen entstanden erklären (infolge des überlangen Halses). Eine solche Erklärung ist deshalb nicht in Betracht zu ziehen, weil unter diesen Umständen fast alle Huftiere Hörner oder Geweihe auf der gesamten Körperoberfläche ausgebildet hätten, denn ein gelegentliches Anstreifen an den Ästen der Bäume läßt sich kaum vermeiden. Die direkte Bewirkung setzt als treibenden Faktor in der Entwicklung die Vererbung der im individuellen Leben erworbenen Eigenschaften voraus, welche mir aber nicht im entferntesten erwiesen erscheint.

Ja, es ist jeder Versuch, durch äußere Einflüsse eine Veränderung der erblichen Merkmale herbeizuführen, neue Rassen zu züchten, als mißlungen anzusehen, während die Tierzucht uns den Nachweis erbracht hat, daß die Benützung der spontan (aus uns unbekannten inneren Gründen) auftretenden Mutationen und der Isolationsfaktor neue Rassen entstehen lassen kann. Selbstverständlich unter andauernder Elimination des Ungeeigneten.

Wir sind im allgemeinen geneigt, die Bedeutung von Horn und Geweih hinsichtlich ihres Selektionswertes zu überschätzen, und über-

sehen leicht, daß die Hauptwaffe der Huftiere immer die Hufe der Vorder- und Hinterläufe bleiben. Der Elch z. B. erwehrt sich trotz seiner starken Schaufeln der ihn bedrängenden Wölfe ausschließlich durch Schläge seiner Vorderläufe, deren Wucht einen Gegner sofort zu töten vermag.

Ich kann mich deshalb der vorstehenden Auffassung von der Entstehung der Kopfwaffen bei Huftieren nicht ganz anschließen, wenngleich ich die sexuelle und natürliche Zuchtwahl für die Entstehung von Horn und Geweih keineswegs ablehne. Wenn wir aber beobachten, daß im Laufe der Entwicklung bei sehr vielen dieser Gebilde eine Umwandlung vom Zweckmäßig-Einfachen (Stangen oder Mördergeweih, dolchartige Hörner) zum Unzweckmäßig-Komplizierten (Kronengeweih, Schaufelgeweih, Horn des Moschusochsen), vor sich geht, so kann man der Zuchtwahl diesbezüglich keine ausschlaggebende Bedeutung beimessen. Es ist sicher, daß viele der von uns als differenziert anzusehenden Hörner seinem Träger keineswegs einen kämpferischen Vorteil gegenüber den primitiven Hornformen verschafft. Den größten Kampfwert besitzen die wie beim Ur nach vorne gedrehten Hörner, deren Spitzen im rechten Winkel zur Stirn nach vorne stehen. Nur in diesem Fall kann das Tier seinen Gegner ins Auge fassen und zu gleicher Zeit anrennen. Schon die nach hinten in der Stirnfläche verlaufenden Hörner, welche wir als primitiv bezeichnen, besitzen den Nachteil, das sein Besitzer beim Stoß das Haupt tief senken muß, daher den Gegner in diesem Augenblick nicht beobachten kann. Aber immerhin stellen sie eine gefährliche Stichwaffe dar, wie mancher Büffeljäger erfahren mußte. Als Stichwaffe vollkommen ungeeignet sind aber die tief an den Kopfseiten herabhängenden Hörner des Sudan- und Kaffernbüffels, so daß in diesem Fall von einem Spießen des Gegners kaum mehr die Rede sein kann. Die Taktik, z. B. beim Angriff auf einen Jäger, ist bei diesen Formen die, daß der Kopf beim Anrennen fast horizontal nach vorne getragen und erst im letzten Augenblick, knapp vor dem Ziele des Angriffs, tief zu Boden gesenkt wird. Der Gegner wird überrannt und, wenn dies gelungen, mit den Hufen zertrampelt. Die breite, wuchtige Basis des Hornes wird in erster Linie als Rammbock verwendet.

Es bleibt uns also als Erklärung für die fortschreitende Komplikation der Hornform schließlich nur das Auftreten nichtgerichteter Mutanten übrig, welche aus einer, dem Keimplasma innewohnenden Gesetzmäßigkeit heraus entstehen und die Merkmale des Organes allmählich verändern. Nachdem es sich bei Hörnern und Geweihen um Organe handelt, welche keinen großen Selektionswert besitzen, nicht unmittelbar lebenswichtig sind, kann eine Vielfältigkeit ihrer Form zustande kommen, welche in ähnlicher Umwelt Verschiedenes, in verschiedener Umwelt Ähnliches entstehen läßt.

Dies zeigen die Rotbüffelhörner. Die Beobachtung dieser Gruppe gibt uns Beweis, daß das Leben im geschlossenen Urwald keineswegs kleine, enggestellte Hörner erlaubt, sondern daß auch offene, weitere Auslagen den Besitzer nicht in seiner Bewegungsfreiheit hindern

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

(Variabilität bei *B. n. nanus*). Ebensowenig verbieten weitausgelegte Hörner (*B. caffer*) seinem Träger das Verbleiben im ursprünglichen Milieu, dem Walde, hindern ihn also nicht, seine Lebensbedürfnisse voll zu befriedigen. Auch der Bongo, Elch und Edelhirsch zeigen uns, daß mächtige Hörner und Geweihe die Beweglichkeit seines Besitzers im geschlossenen Wald nicht behindern. Die Selektion hat also keine Gelegenheit, die Form und Größe der Hörner der Rotbüffel zu beeinflussen, so daß wir sie ausschließen müssen, wenn wir das Werden der Verschiedenartigkeit der Hörner erklären wollen.

Ich vertrat schon im Vorstehenden die Auffassung, daß mir die Vererbung der erworbenen Eigenschaften zu wenig erwiesen erscheint, als daß wir auf ihr unsere gesamte Betrachtungsweise der Entwicklung aufbauen dürfen. Trotzdem will ich noch im Folgenden den Versuch machen, das mir zur Besprechung stehende Rotbüffelmaterial zu überprüfen, ob es für diese Theorie irgendwelche Beweise liefern kann. Die Vertreter dieser lamarckistischen Forschungsrichtung fassen das Horn als solches schon als ein Produkt äußerer Reize auf und die Hornform als bedingt durch mechanische oder klimatische Umweltreize. Als mechanisch wirkende Faktoren wird einerseits das Eigengewicht des Hornes aufgefaßt, welches dessen Stellung grundlegend beeinflusse; anderseits der mechanische Reiz der Umwelt, wie Anstreifen und Anstoßen an Bäumen und Ästen. Schließlich schreibt man auch der Luftfeuchtigkeit, Bodenbeschaffenheit und Temperatur die Fähigkeit zu, die erbliche Hornform zu verändern.

Betreffs der Wirkung des Eigengewichtes auf die Hornform ist folgendes zu sagen: Als grundlegend für die Annahme von der Abhängigkeit der Hornstellung vom Horngewicht wurden immer die Ausführungen und Versuche von Duerst[1] angesehen, der den Nachweis erbringen wollte, daß eine Überlastung des Hornes dessen Abwärtsstellung herbeiführe. Wenn die Gehörnform und Gehörnstellung aber tatsächlich von dem Gewicht des Hornes abhängig wäre, so könnte sie, da nach dem Alter variierend, nicht für meine systematischen Untersuchungen verwendet werden. Je länger das Horn würde, desto stärker müßte es sich dann nach abwärts senken. Deshalb muß ich hier, bevor ich meine systematische Einteilung der Rotbüffel als berechtigt geltend mache, untersuchen, wie weit diese Annahme Duerst's und sein Experiment tatsächlich für die mechanische Grundlage der Hornform spricht.

Vor kurzem erschien eine kleine Untersuchung, von Rössner[2] an den Hörnern einer kleinen Serie Arnibüffel durchgeführt. Dort bringt er den Nachweis, daß keineswegs das Horngewicht für die Hornstellung bei diesen Büffeln maßgebend ist, indem schwerere Hörner wagrechter und aufrechter stehen können als solche mit geringerem Gewicht. Der Verfasser belegt diese Feststellung mit ein-

[1] Duerst J., Das Horn der *Cavicornier*. Denkschr. d. schweiz. Naturforsch. Ges. 1926, Bd. 63, Abh. 1.

[2] Rössner H., Untersuchungen an einigen Schädeln von *Bos bubalis*, Biologia generalis, Wien, 1936, im Druck.

wandfrei gewonnenen Zahlen, so daß ich, der ich das gleiche Material kenne, seine Schlußfolgerung als absolut richtig bezeichnen muß.

Wenn wir nun das Experiment Duerst's genauer betrachten, so muß uns ein Trugschluß ins Auge fallen, welcher es an Bedeutung für diese Frage erheblich an Wert verlieren läßt. Denn durch die Überlastung des Hornes an seiner Spitze und durch die darauffolgende Abwärtskrümmung sollte ein Beweis für eine funktionelle Anpassung an bestimmte Außenwirkungen erbracht werden. Man kann aber eine derartige Reaktion nicht als eine funktionelle Bewirkung ansehen, vielmehr muß der Gedankengang folgender sein: Das Horn, respektive der es tragende Knochenzapfen, hat eine bestimmte Innenstruktur, welche ihn befähigt, eine bestimmte Lage einzunehmen. Bei leichtem Horn kann dieser mechanische Aufbau ein schwacher sein, bei großem Gewicht wird er umfangreicher und komplizierter. Diese Harmonie zwischen Gewicht und Hornzapfenstärke muß natürlich vorhanden sein, widrigenfalls eine pathologische Hornform und eine Schädigung des Gesamtorganismus erfolgen könnte. Führe ich nun ein Experiment durch, um zu beweisen, daß das Gewicht und nicht eine erbliche Anlage für die Struktur des Hornzapfens ausschlaggebend ist, so kann ich den von Duerst gezeigten Versuch durchführen. Würde nun das Horn, beziehungsweise der Hornzapfen, in einer Weise reagieren, welche als eine Bestätigung der funktionellen Bewirkung aufgefaßt werden kann, so müßte sich nun mit steigendem Übergewicht der Hornzapfen und seine inneren mechanisch abgestimmten Leisten und Strukturen im selben Maße verstärken, so daß es also nicht zu einer Abwärtssenkung des Hornes, sondern zu einer Verstärkung des Hornzapfenbaues bei gleichbleibender Stellung kommen müßte. Dies wäre dann der exakte Nachweis für die Annahme von der Abhängigkeit des Hornbaues von seinem Gewicht. Nun sehen wir aber, daß sich tatsächlich am Hornbau auch bei Überlastung nicht das Geringste ändert, sondern, daß das Horn durch diese Überlastung eine Schädigung erfährt, welche sich deshalb in einer Hornverkrümmung äußert, weil sie bereits zu einem Zeitpunkt einsetzte, in dem die Verknöcherung des Skeletts noch nicht genügend weit vorgeschritten war. Würde bei verknöchertem Hornzapfen der Versuch konsequent weiter durchgeführt und die Überlastung mehr und mehr gesteigert werden, so würden wir zu einem Moment kommen, in dem das Horn der Überlastung überhaupt nicht mehr gewachsen ist und abbricht. Es wird aber niemand das Abbrechen des Hornes als eine Anpassung an die stattgefundene Überanspruchung auffassen; man könnte höchstens von einer Leistungsprüfung, also von einem selektiven Vorgang, sprechen, dem das Horn unterzogen wurde.

Wenn wir uns im Tierreiche umsehen, so werden wir sehr zahlreiche Fälle finden, in denen Hörner trotz großen Gewichtes aufrecht stehen, andere kleinere sich wieder bogig nach abwärts senken. Auch bei den Rotbüffeln gibt es Rassen, welche bei geringer Schwere im Basalteil des Hornes nach abwärts stehen *(B. n. thyerrie)*, während schwere Hörner *(B. n. planiceros)* in horizontaler Stellung

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

verbleiben. Ich will hier nur auf die aufrechte Stellung der Hörner beim Watussi- und Steppenrind hinweisen, auf die waagrechte Stellung der schweren Hörner des Breitstirnrindes *(B. frontosus),* andererseits auf die schlapp herabhängenden leichten Hörner des Moschusochsen. Ebenso wie die Hornlosigkeit des Rindes nicht dadurch erzeugt werden kann, daß man durch Generationen einer behornten Rasse die Hornzapfen absägt, sondern indem man hornlose, fallweise auftretende Mutanten zur Zucht verwenden muß, ebenso müssen wir die Stellung und das Gewicht des Hornes als ein erbliches Merkmal auffassen, das nicht allein durch wirkende Außeneinflüsse erklärt werden kann.

Der mechanische Reiz, welcher durch das Anstreifen des Hornes an Ästen und Bäumen während dem Ziehen durch den Wald ausgelöst werden soll, soll nun nach lamarckistischem Gedankengang wieder die Ursache für die Entstehung kleiner Hörner sein. Wir kommen aber mit dieser Ansicht mit der vorherigen Theorie von der Entstehung der Hörner durch Schlag und Stoß in Konflikt, denn wenn wir an die umbildende Wirkung dieses Reizes glauben wollen, so muß er, nachdem er die Entstehung der Hörner bedingt hat, bei ununterbrochenem Andauern durch Generationen hindurch schließlich dieses Organ vergrößern und komplizieren. Es könnte oder müßte das Horn dort, wo z. B. durch Übergang zum Leben in offenes Gelände der Reiz wegfällt, auf primitiverer Stufe verbleiben, beziehungsweise klein bleiben. Die größten und kompliziertesten Hörner müßten wir bei den Bewohnern des Urwaldes antreffen. Daß das gerade Gegenteil zutrifft, geht aber aus dem vorher Ausgeführten klar hervor. Ich sehe, wie ich später ausführen werde, den Grund dafür in dem Umstande, daß die afrikanischen Büffel von Beginn an Urwaldbewohner waren, ursprünglich im Urwald selektiert. Es scheint eben bei ihnen das Leben im Tropenwald nicht das Aufkommen großwüchsiger Individuen zu ermöglichen, womit zugleich eine geringere Hornentwicklung gekoppelt sein dürfte. Es unterliegt also das Horn wohl keiner direkten Selektion, doch kann das Maß seiner Ausbildung indirekt mit anderen Anlagemerkmalen zugleich einer natürlichen Zuchtwahl unterliegen.

Auch klimatische Bedingungen werden oft als Ursache verschiedener Hornentwicklung betrachtet und angenommen, daß dort, wo das Klima starke Haut- und Haarentwicklung erfordert, auch das Hornwachstum ein stärkeres sei. Duerst vertritt schließlich die Ansicht, daß humussäurehaltige, d. i. sumpfige Böden, großhörnige Rinder bedingen, während kalkhaltige Böden kleinhörnige Rinderrassen verursachen. Bei den Rotbüffeln ist das Gegenteil zu beobachten. Denn wenn ich auf die früher beschriebenen Lebensgewohnheiten der Büffel zurückkomme, so sind sie alle, groß oder kleinhörnig, an Sumpf und Wasser gebunden. Und gerade jene Rassen, welche keine Möglichkeit besitzen, im geschlossenen Urwald den humussäurehaltigen Boden überhaupt zu verlassen, sind die kleinhörnigsten. Jene Rassen aber, welche des Nachts auf den humussäurearmen Boden der Grassteppe zur Äsung austreten, besitzen die größten Hörner.

Was nun die Umänderung der Hornform durch das Klima betrifft, welche dadurch entstehen soll, daß man Rinderrassen eines Gebietes in ein anderes bringt, wo sie dann allmählich die Form der dort vorhandenen endemischen Rassen annehmen soll (Alpenvieh nach Ungarn verpflanzt, soll die Hörner des ungarischen Steppenviehes bekommen), so will ich diesbezüglich nur das sagen, was durch die praktische Tierzucht schon lange erwiesen ist: Daß nämlich das Blut der einheimischen Rasse allmählich in die eingeführten Bestände einsickert, daß also dieses Blut sich mit dem neu hinzugekommenen vermischt und auf diese Weise eine Änderung der Erbanlage herbeigeführt wird. Es könnte schon durch die Umwelt auch in direkter Weise das Bild eines so verpflanzten Bestandes verändert werden. Aber diese Veränderungen bleiben stets körperlicher (somatischer) Natur und vererben sich nicht. Sie bleiben als Modifikationen nur so lange sichtbar, als der Umweltreiz andauert. Nach Aufhören des modifizierenden Reizes können wir mitunter durch einige Generationen hindurch ein Abklingen der erreichten Abänderung beobachten, welcher Umstand irrtümlicherweise als eine beginnende Vererbung angesehen wurde. Tatsächlich handelt es sich in diesem Fall um intrauterine oder (bei Vermehrung durch Eier) um durch den Dotter stattgefundene Übertragung der chemisch oder hormonal bedingten mütterlichen Modifikation auf das Tochtertier. Die erbliche Drüsenanlage schlägt mehr und mehr wieder durch und »verdünnt« sozusagen den Chemismus der Modifikation. Nach einigen Generationen werden die erblichen Merkmale wieder unverändert sichtbar.

Modifikationen erfolgen innerhalb einer Tierart niemals unbegrenzt, sondern nur insoweit, als die Erbanlage die genügende Variationsbreite besitzt. Solche modifizierte Bestände sind nicht mit Rassen zu verwechseln.

Schließlich wäre es möglich, daß neue, abweichende Selektionsfaktoren nur gewisse Linien im Bestande lebensfähig erhalten und durch Auslese und allmähliche Reinzucht dieser das ursprüngliche Bild abändern.

Eine durch materielle Umweltreize bedingte direkte Umänderung der erblichen Hornform, welche diese zu systematischen Zwecken unbrauchbar machen würde, da wir nur konstante Merkmale verwenden können, ist also durch nichts erwiesen, weshalb ich glaube, das Horn mit seinen Merkmalen ohne weiteres für meine systematische Arbeit verwenden zu können.

Um nun wieder zur Arbeit Christy's zurückzukommen, müssen wir davon ausgehen, daß die Hornform und die Hornstellung keineswegs ein rein umweltbedingtes und daher nicht erbliches Merkmal ist, sondern als erbkonstant auch für systematische Rassenunterscheidungen Verwendung finden kann. Das Tatsachenmaterial zeigt uns im ähnlichen Lebensraum verschiedene Hornformen, und überdies zeigt uns die objektive Betrachtung der Tatsachen, daß weder durch mechanische noch durch selektive Faktoren allein die fortschreitende Differenzierung (Komplikation) und Mannigfaltigkeit der Horn- und

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Geweihbildung bei Huftieren erklärbar sind. Der Fehler Christy's ist, daß er mit einem Vorurteil an das Material heranging und daher nicht die entsprechenden Schlußfolgerungen aus den von ihm selbst gebrachten Tatsachen ziehen konnte. Er ging von der unerwiesenen Annahme aus, daß die durch äußere Bewirkungen herbeigeführten Abänderungen der somatischen Merkmale gleichzeitig eine Abänderung der Erbanlage herbeiführen. Er übersieht, von diesem Standpunkte voreingenommen, das große Beweismaterial der genetischen Forschung und Vererbungslehre, welche uns lehrt, daß wohl Modifikation und Mutation Variationen sind, aber verschiedenen Wesensinhalt besitzen. Aus dieser Tatsache, daß oft äußerlich in ihren Merkmalen eine wesentliche Verschiedenheit zwischen beiden nicht feststellbar ist, leitet man den Schluß ab, daß wesentliche Unterschiede zwischen den beiden auch gar nicht vorhanden wären. Lediglich der Grad der Veränderung unterscheide beide voneinander. Ich neige aber zu der Ansicht, daß weniger die gemeinsame Erscheinung als Variation für die Beurteilung von Modifikation und Mutation (oder Rasse) ausschlaggebend ist, sondern vielmehr ihre Erblich-, respektive Nichterblichkeit. Daraus ergibt sich ein wesentlicher Unterschied, denn es ist nach dem Stande unserer heutigen Kenntnisse nicht möglich, aus einer nichterblichen Variation eine erbliche zu machen oder eine bestimmte Mutation künstlich herbeizuführen. Pathologische Ausfallserscheinungen ausgenommen. Daher konnte auch Christy den Widerspruch in seiner Arbeit nicht aufklären, der darin besteht, daß er auf der einen Seite uns die Variabilität der Büffel im Kongourwald aufzeigt, wodurch die Unabhängigkeit der einzelnen Hornform vom Milieu bewiesen wird, auf der anderen Seite sofort die Abhängigkeit eben dieser Hornform vom Milieu postuliert. So werden Variationen und Mutationen durcheinandergeworfen, als gleichwertig systematisch gereiht, mit dem Erfolg, daß die Systematik niemals den Tatsachen entsprechen kann. Entweder wird sie allzusehr vereinfacht oder ergibt ein zu zersplittertes Bild.

Es ist selbstverständlich für den Systematiker, dem fast immer die Möglichkeit fehlt, durch Zuchtversuche zu entscheiden, ob ein Merkmal erblich oder nichterblich ist, schwer, eine Entscheidung darüber zu fällen. Ich setzte schon in einer früheren Arbeit[1] auseinander, daß wir nur von Folgendem ausgehen können: Erblich und nichterblich sind zwei in ihrem innersten Wesen verschiedene Begriffe. Durch kein Experiment konnte anderes bewiesen werden. Beide erscheinen uns verbunden mit dem Begriff der Variation, wobei wir auf diese Gemeinsamkeit zu viel Gewicht zu legen gewohnt waren. Die Variationsbreite in nichterblicher Hinsicht (Modifizierbarkeit) können wir nur selten an einem geographischen Ort zur Gänze feststellen, dort, wo eine Tierform unter optimalen Verhältnissen auftritt. In den meisten Fällen erscheint sie uns aber modifiziert, d. h. es tritt

[1] O. Koller, Säugetiere von Costa Rica. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, 1934, Bd. 143, 5. bis 7. Heft, p. 169.

nur ein Teil der natürlichen Variabilität zutage. Es gelingt uns in vielen Fällen durch künstliche Bewirkung solche nichterbliche Modifikationen zu erzeugen. In ihrer Natur liegt nun, daß in einem Lebensraum nur eine Modifikation auftreten kann, daß dort also, wo eine Tierform auf Umwelteinflüsse leicht reagiert, die Variabilität eine sehr kleine sein muß. Dieses eine Merkmal können wir in der Systematik verwenden.

Eine Rasse nun stellt eine in sich geschlossene, erbbiologische Einheit dar und besitzt daher eine eigene Variationsbreite. Die Summen der Variationsbreiten der einzelnen Rassen einer Art ergeben naturgemäß die der Art. Die Rasse als solche wird daher die Möglichkeit besitzen, unter optimalen Lebensbedingungen ihre gesamte Variationsbreite zu manifestieren, wird stärker variieren, da nicht jeder Organismus stets durch die Umwelt modifizierbar erscheint.

Wichtig ist und bleibt auch immer die Heranziehung der Paläogeographie und Paläontologie zum Verständnis dafür, ob wir Rassen vermuten dürfen. Aber niemals soll wahllos unter Außerachtlassung des Materials der Erblichkeitsforschung die Tatsache übersehen werden, daß es eben zwei derartig verschiedene systematische Werte gibt, die nicht gleichzusetzen sind. Viele Irrtümer und systematische Unverständlichkeiten könnten vermieden werden, wenn auch der Begriff der nichterblichen Modifikation, welche als Varietas zu bezeichnen ist, mehr Anwendung finden und in ihrem Verhalten zur Subspezies (Rasse) erkannt werden würde.

Dieser Umstand, die schwierige Unterscheidbarkeit von Rasse und Modifikation, erschwert ja auch in so bedeutendem Maße die Einteilung der afrikanischen Rotbüffel, infolge der großen Variabilität einzelner Gruppen von ihnen bezüglich Hornform und Farbe. Antonius wird den tatsächlichen Verhältnissen nicht ganz gerecht, wenn er in einer seiner zitierten Arbeiten die von Christy gegebenen Unterarten als »wenig wertvolle Subspezies« bezeichnet. Denn gerade diese wenig auffallenden Differenzierungen, ihre Erklärung und ihre Entwicklung geben uns wertvolle Fingerzeige für Rassenentstehung und Rassengeschichte, und ihre Darstellung machen die Systematik erst zu einem wertvollen Instrument der Biologie.

Den Kongobüffel faßte ich als direkten Nachkommen der primitiven Ausgangsform, als eine Primitivrasse auf und glaube damit nicht Unrecht zu haben. Dies zeigt uns die Betrachtung der Gehörnformen. Das einfachste Gehörn, wie es wieder der *Anoa* besitzt, ist dolchartig und liegt in der Stirnebene. Ähnlich geformt, wenn auch etwas in die allgemeine Gestaltung des Rotbüffels übertragen, ist das Gehörn von *B. n. nanus* und *beddingtoni,* allerdings gekrümmt und an den Spitzen stark genähert. Es zeigt aber zweifellos den einfachsten Typus mit den in einer Ebene verlaufenden Hörnern. Die Gehörne von *B. n. thyerrie* und *planiceros* verlaufen im allgemeinen auch noch in einer Ebene, zeigen aber die deutliche Tendenz zu verschiedenen Komplikationen. Bald sind die Basisteile mehr nach abwärts gerichtet, bald die Enden etwas aufgerichtet. Überdies wird

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

das Horn im Verhältnis zum Schädel größer und nimmt mehr und mehr an Masse zu. Bei *B. n. brachyceros* weicht der Basisteil vollkommen aus der Stirnebene ab und steht nach abwärts, doch weisen die Spitzen ungefähr in der Stirnebene nach hinten.

Nun wird man auch verstehen, weshalb ich mir die Ansicht von Antonius nicht zu eigen machen kann, welcher den *B. n. planiceros* als direkten Nachkommen von *B. antiquus* ansehen will. *B. antiquus* war eine hochspezialisierte, selektierte Isolationsform, mit extrem großen und differenten Hörnern. Er lebte mit seinen Differenzierungen bereits zu einer Zeit, als die kaum differenzierte Rotbüffelgruppe nur primitivere Urwaldbüffel umfaßte. Sein Verschwinden als ein Zweig des *Bubalus plalaeoindicus* ist auf tiefgreifende klimatische Veränderungen in Nordafrika zurückzuführen, vielleicht auch auf Störungen in der Harmonie seiner Organisation infolge allzu extremer, einseitiger Entwicklung. Es ist kaum anzunehmen, daß aus einer im Pleistozän hochspezialisierten Form eine rezente mit primitiveren Merkmalen des Gehörnes entstehen sollte. Daß fallweise gewisse Ähnlichkeiten und Wiederholungen vorkommen können, ist ohne weiteres möglich, da wir ja annehmen müssen, daß die Gruppe der nordwest- und zentralafrikanischen Rotbüffel zusammen mit dem pleistozänen *B. antiquus* auf einen gemeinsamen primitiven Stamm zurückgehen. Doch müssen wir die Vorfahren der Rotbüffel und den *B. antiquus* als Zeitgenossen ansehen und können sie unmöglich voneinander herleiten.

VI. Allgemeine biologische Folgerungen.

Wenn wir nun darangehen, die Erfahrungen, welche uns die Untersuchungen der Rotbüffelrassen gebracht haben, zu verwenden, so kommen wir diesbezüglich in einen gewissen Widerspruch mit der herrschenden Auffassung von Rassenkreisen. Diese nimmt einen allmählichen Übergang einer Rasse in die andere durch gleitende Übergänge an, die wiederum in direkter Weise durch äußere Bewirkungen zu erklären wären. Die allmähliche Veränderung der klimatischen Bedingungen nach einer Richtung hin soll eine proportionale Veränderung der Rassenmerkmale herbeiführen. Auf diese Weise zerfallen Arten in Rassen, die wohl erbliche Merkmale zeigen. Diese Rassenmerkmale seien aber trotz ihrer Erblichkeit nichts anderes als Reaktionen des Keimplasmas auf Umweltreize. Der Ausgangspunkt für diese Rassenkreisauffassung ist die Annahme, daß erworbene Eigenschaften vererbt werden, anderseits ist ihr Hauptzweck, diese Annahme zu beweisen.

Das Material der Rotbüffel zeigt hingegen, daß eine solche Auffassung der Rassenbildung hier uns zu keinem Verständnis der Systematik und der Genetik bringt. Durch die Berücksichtigung der Paläographie werden wir darauf aufmerksam gemacht, daß sich die einzelnen Büffelrassen, soweit wir heute ihr Vorhandensein schon feststellen können, mit geographischen Isolationsgebieten decken,

zumindest soweit sie durch die Lebensanforderungen der Büffel an die Umwelt gegeben sind (biologische Isolation). Eine allmähliche Veränderung der Rassenmerkmale nach irgendeiner geographischen Richtung hin ist nicht feststellbar. Das Ausgangsmaterial war hier eine stark variable, urwaldbewohnende, primitive Büffelform, bei deren direkten Nachkommen die Hornform heute noch erheblich variiert. Bei der vorher von mir aufgestellten Einteilung der Rotbüffel war ich in erster Linie auf die Verwendung der Hornform angewiesen. Es erwies sich, daß die Hornform keineswegs im direkten Zusammenhang mit dem Leben in einem bestimmten Milieu gebracht werden kann, daß wir sie vielmehr als eine erblich fixierte Anlage mit einer bestimmten Variationsbreite und einer beschränkten Typenzahl betrachten müssen. Das Verbreitungsbild der Rotbüffelrassen ist heute noch etwas verschwommen, und zwar aus drei Gründen: 1. Es ist die Isolierung der einzelnen Rassentypen noch verhältnismäßig jung, daher die Festigung der einzelnen Typen nicht sehr stabil. 2. Die geographische Isolierung der einzelnen Rassen ist auch heute noch unvollkommen, so daß ein, wenn auch meist beschränkter, Blutaustausch zwischen den einzelnen in Bildung begriffenen Rassen noch möglich ist. 3. Es handelt sich beim Gehörn, das vorläufig in erster Linie für die Rassenuntersuchungen herangezogen werden kann, um ein Organ, das keine lebenswichtige Funktion besitzt, keinen nennenswerten Selektionswert hat. Es können daher, unabhängig von bestimmten Umweltfaktoren, die verschiedensten Merkmalkombinationen auftreten, auch geht die Fixierung der einzelnen Mutanten viel langsamer vor sich als dort, wo die natürliche Zuchtwahl eine Reihe von Varianten ausschaltet. Jedenfalls aber können wir beobachten, daß die einzelnen Büffelrassen einen geographischen Schwerpunkt ihrer Verbreitung, ein Verbreitungszentrum, besitzen, von dem ausstrahlend sie sich mit Nachbarrassen überkreuzen.

Bezüglich der Färbung, welche bei den direkten Nachkommen der Ausgangsform *(B. nanus nanus)* nunmehr als ein Lichtrot geschildert wird, wissen wir vorläufig noch wenig, so daß wir deren Variabilität nicht feststellen können. Es kann daher diese Färbung entweder als eine durch das Urwaldleben bedingte nichterbliche Modifikation angesehen werden, wofür auch eine geringe Variabilität der Färbung spricht. Oder es kann diese Färbung etwas stärker variierend ein Rassenmerkmal und erblich sein, infolge selektiver Einflüsse der Umwelt. Wir wissen von unseren Haustieren her, daß solche äußere Merkmale stets gekoppelt sind mit bestimmten inneren Fähigkeiten, daß daher bei den Büffeln eine Rotfärbung die Fähigkeit anzeigen würde, den Anforderungen verschiedenster Natur, welche der feuchtwarme Tropenwald an den Organismus stellt, entsprechen zu können. Solche Färbungsmerkmale als äußere Zeichen innerer Fähigkeiten wechseln selbstverständlich in den einzelnen Tiergruppen, da ja sonst die Tiere ein und desselben Lebensraumes auch ein und dieselbe Färbung besitzen müßten, als Reaktion auf den Einfluß des Milieus. Kommt nun eine primitive Tiergruppe mit einer großen Färbungsvariabilität (bei den

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Büffeln rot bis schwarzbraun) unter Umweltverhältnisse, welche sie dazu zwingen, verschiedene Lebensräume aufzusuchen (Urwaldbüffel erhalten die Möglichkeit, auch in die Steppe auszutreten), so können sich auch Varianten, welche im ursprünglichen Milieu nicht lebensfähig gewesen wären (großwüchsige und dunkel gefärbte Individuen), am Leben erhalten.

Ich vertrete also die Entwicklung der Rassen durch Isolationsfaktoren, indem durch Isolation einzelner Teile einer ursprünglichen Ausgangsform und durch das Auftreten bestimmter Mutanten in den Isolationsgebieten eine Aufspaltung erfolgt. Sekundäre Vermischungen oder noch unvollkommene Durchsetzung dieser Mutanten ergeben dann das Bild von Übergängen zu benachbarten Rassen.

Als Ursache für das Auftreten neuer Mutanten sind keineswegs direkte Einflüsse der Umwelt anzusehen. Hingegen spielt in der Entwicklung die überall zu beobachtende Zuchtwahl eine ausschlaggebende Rolle, welches Moment nur dort wegfällt, wo es sich um nicht lebenswichtige Organe (Hörner) handelt. Wollen wir das Auftreten erblicher Mutanten auf direkte Umweltbewirkung zurückführen, so könnte die Selektion keine besondere Rolle mehr spielen. Denn es wäre, trotz aller Versuche, die umweltbedingte Mutation und die Selektion unter einen Hut zu bringen, undenkbar, daß einerseits durch die Umwelteinflüsse gerichtete Mutationen entstehen, auf welche anderseits eben dieselbe Umwelt auslesend wirken soll. Für letzteren Vorgang wäre wohl kein Angriffspunkt gegeben. Jene Variationen, welche aus uns unbekannten Ursachen entstehen und erblich sind, unterliegen einer natürlichen Auslese, sind aber niemals gleichzusetzen jenen nichterblichen Variationen, welche durch Umwelteinflüsse bedingt und herbeigeführt werden können.

VII. Zusammenfassung.

Wenn ich nun darangehen will, eine Zusammenfassung der in der vorliegenden Arbeit gegebenen Tatsachen und Betrachtungen darzustellen, so wäre in folgender Weise die rassenhafte Verbreitung der Rotbüffel und ihre Entwicklung vorzustellen.

Schon im Pleistozän bewohnte ein Büffel mit flacher Hornbasis, aber extremer Hornentwicklung das Steppengebiet von Nordafrika, während das geschlossene zentralafrikanische Urwaldgebiet noch von primitiveren Büffeln besiedelt war. Dieses Waldgebiet besaß eine bedeutend größere Ausdehnung als heute und wurde in seinen Umrissen ungefähr durch die extremen Verbreitungsgrenzen der heutigen Rotbüffel gekennzeichnet. Postglazial begann das Urwaldgebiet infolge einer fortgesetzten Austrocknung des afrikanischen Kontinents mehr und mehr einzuschrumpfen. Ein Prozeß, der bis heute nicht zum Stillstand gekommen ist. Die um den Urwald gelegenen Steppengebiete im Norden des Kontinents verwandelten sich allmählich in Wüsten, und die in ihnen vorhandenen Flußläufe verschwanden. So verlor auch der in diesem Gebiet verbreitete *B. antiquus* seine

natürlichen Lebensbedingungen und starb aus. Durch den Zerfall des ursprünglich einheitlichen Waldgebietes wurden nun einzelne Büffelbestände in den einzelnen Flußgebieten (Senegal, Niger, Tschadseebecken) isoliert, und es entstanden in diesen Zentren durch Auftreten einzelner Hornmutanten Rassen, die sich durch verschiedene Hornentwicklung vor allem unterscheiden. Im Zentrum des übriggebliebenen geschlossenen Urwaldes und in dem abgesplitterten Urwaldgebiet von Liberia erhielt sich je eine kleinwüchsige Büffelform mit primitiven Merkmalen, welche wir als direkte Nachkommen der primitiven Ausgangsform betrachten können. Die Systematik der Büffelrassen stößt auf besondere Schwierigkeiten, weil an den Verbreitungsgrenzen eine unbegrenzte Vermischung eintritt und überdies die Büffel Huftiere sind, bei denen die Männchen oft weit umherschweifen und dadurch einen bedeutenden Blutaustausch zwischen den einzelnen Rassen ermöglichen. Auch sind die meisten der isolierten Gruppen als noch jung, also nicht genügend selektiert und fixiert, anzusehen.

Als allgemeine Schlußfolgerung ist festzustellen, daß bei der Rotbüffelgruppe geographische Rassen, welche nach einer bestimmten geographischen Merkmalsrichtung hin durch gleitende Übergänge zu Extremformen führen, nicht auftreten. Es machen vielmehr paläogeographisch begründete Isolationszentren das Zustandekommen verschiedener Rassentypen erklärbar. Schließlich zeigt uns das Material, daß die Umwelt in keiner Weise durch direkte Bewirkung die Entstehung der einzelnen Rassenmerkmale herbeiführen konnte, sondern daß wir nur durch die Annahme von Mutationen und selektiven Einflüssen der Umwelt zu einem Verständnis dieser rezenten Rindergruppe kommen konnten, deren Aufspaltung auch heute noch weiter fortschreitet.

Schluß.

Zum Abschluß möchte ich jene Untersuchungen kurz erwähnen, welche noch zur Aufklärung der Systematik der Rotbüffel und damit mancher Entwicklungsursachen dienen können. Es müßten festgestellt werden:

1. Variabilität der Färbung von *B. nanus nanus.*

2. Die Beziehung der Bestände von eben dieser Form zueinander, welche im geschlossenen Urwald einerseits und am Urwaldrand anderseits leben.

3. Die genauere Untersuchung des Sanagabüffels.

4. Kreuzungsversuche zwischen einzelnen Rotbüffelrassen und *B. caffer.*

Schriftennachweis.

Wegen Raummangel verweise ich auf die erschöpfende Literaturangabe in Christy, Proc. Zool. Soc., London 1929 (IV, V), p. 445. Grundlegend ist der Catal. of the Ungulate Mammals von Lydekker, London 1914. Als Ergänzung die Arbeiten von Antonius, Der Zoologische Garten, 1930 (Bd. III), p. 145; 1932 (Bd. V), p. 91; 1933 (Bd. VI), p. 149.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bezeichnung	Basilarlänge	Obere Länge		Gesichtslänge (vordere u. hintere)		Stirnlänge (vordere u. hintere)		Länge des Hirnschädels, Basion-Nasion		Schädeldachbogen, Nasion-Opisthion		Schädeldach von Opisthocranium bis vordere Augenlinie	
	mm	*mm*	%	*mm*	%	*mm*	%	*mm*	%	*mm*	%	*mm*	%
Uganda, ♂, Oberländer	439	487·0	**111** v. Basilarl.	271·6 329·5	**62** v. Basilarl.	243·8 219·8	**55** v. Basilarl.	242	**89** d. Gesichtsl.	388	**160** d. vorigen	318	**72** d. Scheitelh.
Massaisteppe, ♂	481·8	534·2	**111**	290 336·5	**60**	275·7 243·2	**58**	267	**92**	423	**158**	360	**74**
Südafrika, ♂, Holub	485·1	534·2	**111**	297·2 353·2	**61**	265·7 222·4	**52**	256	**86**	398	**155**	345	**71**
Sudanbüffel, ♂	424·5	462·6	**109**	225·8 321·3	**53**	232 184·4	**54**	242	**107**	340	**140**	280	**66**
Kamerun, ♂, Nedjuberge IV.	391·3	420	**107**	236·5 289·3	**60**	201·6 158·1	**51**	210	**88**	298	**142**	230	**59**
Kamerun, ♂ juv., Nedju XII.	371·2	401	**108**	234·3 285·4	**63**	185·2 142	**50**	198·5	**85**	268	**134**	209	**56**
Bamum (?), ♂, Oldenbg., Leihg. VI.	435	472·4	**108**	276 348·8	**63**	213·7 152·2	**49**	226·5	**82**	318	**140**	245	**56**
Südbornu (?), ♂, Oldenburg XI.	420·6	440·7	**105**	247·5 306·5	**59**	212·6 167	**49**	231	**94**	310	**134**	245	**58**
Südbornu (?), ♂, Oldenburg XIII.	419	449	**107**	260 314	**62**	213·4 167·5	**51**	228·5	**87**	315	**138**	256	**61**
Südbornu (?), ♂, Oldenburg X.	413·2	450·3	**109**	257·7 315·2	**62**	211·3 164·5	**52**	217·5	**84**	323	**148**	245	**59**
Südbornu (?), ♂, Oldenburg (?), V.	408·8	430	**105**	240·4 297·4	**59**	202·9 152·8	**49**	210·5	**87**	280	**133**	224	**54**
Südafrika, ♀, Holub I.	451·2	477·8	**106**	262·5 328·7	**58**	234 186·7	**52**	239	**91**	350	**146**	297	**66**
Südafrika, ♀, Holub II.	440·4	469·1	**106**	264·2 335	**60**	225·7 175	**51**	230	**87**	343	**149**	295	**67**
Sudanbüffel, ♀	453·5	477·5	**105**	279·4 344·6	**61**	224·5 177·4	**50**	236·5	**85**	315	**133**	256	**56**
Kamerun, ♀, Nedjuberge I.	389·8	406·7	**104**	230·1 295·5	**59**	192·4 140	**49**	240	**104**	265	**110**	220	**56**
Kamerun, ♀, Nedjuberge II.	407·8	443·2	**108**	245·2 311·3	**60**	212·7 159·2	**52**	221·5	**92**	302	**133**	235	**57**
Kamerun, ♀, Nedjuberge III.	422·1	459·1	**109**	268·5 326·4	**63**	206·2 158·1	**49**	204	**76**	288	**141**	231	**54**
Südbornu (?), ♀, Oldenburg VII.	406·1	421·2	**103**	240·3 293·2	**59**	241·5 157·5	**59**	221	**92**	280	**126**	225	**55**
Südbornu (?), ♀, Oldenburg VIII.	445·8	467·5	**105**	274·6 340·8	**61**	213·9 157·4	**48**	233	**85**	298	**128**	235	**52**
Nordbornu (?), ♀, Oldenburg IX.	429·8	458·8	**106**	257·9 316·7	**60**	217·7 168·7	**50**	225	**87**	300	**133**	237	**55**
Kongo-Ituri, ♀, Grauer	419·2	469	**112**	261·3 325·5	**62**	233·7 181·6	**56**	226	**86**	260	**115**	265	**63**
Senegal, ♀, Weidholz	430·7	473	**110**	261·3 322·1	**60**	225·7 175	**52**	—		—		255	**59**

Scheitelhöhe (Projektion)		Gesichtshöhe (Choanen-Nasion)		Hinteraugenbreite		Gesichtsbreite (Molare)		Jochbeinbreite (größte)		Schädelkapselbreite		Obere Zahnreihe		Winkel zwischen Parietalia u. Occipitalia
mm	%	*mm*	%	*mm*	%	*mm*	%	*mm*	%	*mm*	%	*mm*	%	
			70 d. Scheitelh.											
·8	49	152	34 d. Basilarl.	233·7	53 d. Basilarl.	168	38 d. Basilarl.	238·5	54 d. Basilarl.	134·5	30 d. Basilarl.	131·8	30 d. Basilarl.	150°
·8	46	151	68 31	252·5	52	171·5	35	235	48	—		141·4	29	—
·8	48	162·5	69 33	225·5	46	164·1	34	234·8	48	145	28	145·7	30	145
·5	45	147	76 34	213·7	50	160	38	218·2	51	127·5	30	119·5	28	137
	40	119	76 30	185·5	47	135·5	34	188·6	48	105·5	27	130·4	33	127
	38	114·5	80 31	173·6	46	121·4	32	173·8	46	100·5	27	128	34	132
	38	130	73 30	210·1	48	136	31	204·6	47	122	28	141·5	32	130
	40	128	76 30	195·9	46	136·5	32	190·5	45	108·5	26	122·2	29	140
	43	133	72 31	196·3	46	137·3	32	192·6	46	117·2	28	113·9	27	140
·3	42	129	83 31	194·5	47	139·1	33	191·5	46	112	27	135·6	32	139
	35	116	83 28	193·6	47	140	34	200·8	49	110	27	116·5	28	125
·4	44	136	67 30	216·8	48	163	36	224·8	50	126	27	139·4	31	145
	45	141·5	71 32	200·3	45	160·6	39	207·2	47	123·5	28	138·5	31	152
	40	142	79 31	226·3	50	171·5	37	207·5	47	121	27	133·3	30	132
·4	38	113·5	76 29	173	44	130	33	185	47	104·5	26	128·5	33	138
·5	38	118	76 29	170·4	41	131	32	177	43	107	26	125	30	125
·1	35	121·5	82 28	190	45	143·6	34	190·6	45	101·4	24	133·8	32	133
·5	39	135	84 33	191·8	46	148	36	210·3	51	108·5	26	112·8	27	136
·5	37	141	80 32	187·9	42	147·5	33	202·9	45	111·5	25	119·7	27	137
	39	141	83 32	194·7	43	143·5	33	202·2	47	112	26	126·8	29	122
(?)	41	138·5	80 33	190·7	45	145·9	34	234·8	48	112	26	126	30	122
(?)	37	128	80 30	190·8	44	150·5	34	226·1	52	121	28	132·4	33	zirka 120